Morphologische und biologische Untersuchungen über einige Hydrocharideen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen philosophischen Fakultät
(Sektion II)

der

Königl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

Nikolaus Montesantos
aus Argostoli (Griechenland).

Tag der Promotion: 21. Februar 1912.

Verlag von Gustav Fischer in Jena
1912.

Separatabdruck aus: „Flora“ oder Allgemeine botanische Zeitung.
Neue Folge. Fünfter Band. (Der ganzen Reihe 105. Band.) Heft 1.
Herausgeber Prof. Dr. K. Goebel in München.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Die Hydrocharideen sind Sumpf- oder Wasserpflanzen, die man nach ihrer Lebensweise in drei Gruppen einteilen kann: 1. In untergetauchte, 2. in schwimmende und 3. in solche, die in Sumpfboden oder seichtem Wasser leben und ihre Blätter an die Luft heraustreiben.

Als untergetauchte Pflanzen weisen sie außer bandförmigen Blättern wie Vallisneria und Blyxa auch solche auf, die gestielt und mit großer Spreite versehen sind, wie es bei Ottelia der Fall ist. Bei den letzteren sind auch die bandförmigen Blätter vorhanden, durch Übergangsformen geht die Pflanze aber zu herzförmigen über. Die schwimmende Stratiotes hat die bandförmige Blattgestalt beibehalten und die höher entwickelten Blätter unterscheiden sich durch das Vorhandensein von Spaltöffnungen. Hydrocharis bildet nur herzförmige Blätter, die auf dem Wasserspiegel schwimmen. Limnobium steht Hydrocharis sehr nahe und zeichnet sich bezüglich der Blattform dadurch aus, daß sie außer den Schwimmblättern auch Luftblätter besitzt. Beide Blattformen sind gestielt und mit herzförmiger Spreite versehen, die ersteren sind von rundlicher Gestalt und zwar so, daß die zwei Ränder an der Basis der Spreite aufeinander fallen und infolgedessen der Stiel nicht mehr am Rande, wie bei den Luftblättern sitzt, sondern fast bis in die Mitte verschoben wird. Ferner weist das Schwimmblatt eine schwammige Struktur an der Unterseite auf, und Spaltöffnungen sind nur auf der Oberseite wie bei Hydrocharis vorhanden, während die Luftblätter solche auf beiden Seiten aufweisen, der schwammigen Beschaffenheit dagegen vollständig ermangeln und eine Förderung des Xylems zeigen (Fig. 1, 2). Das erste schwimmt, das zweite ragt weit aus dem Wasserspiegel heraus. Diese Pflanze treibt zuerst die Schwimmblätter heraus und durch Übergangsformen die hochdifferenzierten Luftblätter. Wenn sie dieses Stadium hinter sich hat, beginnt die Blütenbildung.

Bei den zwei ersteren untergetauchten Pflanzen, Vallisneria und Blyxa, unterbleibt die Stomatabildung vollständig. Die Spaltöffnungen

treten erst bei Ottelia am Blattrande als Wasserspalten auf, und als echte Spaltöffnungen auf den Kelchblättern derselben Pflanze, die aus dem Wasser heraustreten. Bei den schwimmenden Hydrocharis und Stratiotes sind die Stomata zahlreich auf den hochentwickelten Blättern vorhanden.

Die Gefäßbildung ist bei Vallisneria und Blyxa fast vollständig unterblieben, nur im Stamm sind einige mit netzförmigen Verdickungen versehene Zellen vorhanden. Die Gefäße bei Ottelia zeigen zwar zarte, aber deutliche spiral-netzförmige Wandverdickungen. Bei den übrigen Stratiotes, Hydrocharis, Limnobium, ist der Gefäßteil hoch differenziert.

Die Wurzel bei Vallisneria und Blyxa bleibt auf einer niederen Entwicklungsstufe, indem der axiale Strang, wie im folgenden eingehend beschrieben wird, nur aus einer Schicht von radial liegenden Zellen und einem mittleren Gefäß besteht: Ottelia zeigt eine höhere Entwicklung, indem außer dem zentralen Gefäß ein geschlossenes Pericambium und fünf peripherische Siebröhren vorhanden sind. Hier läßt sich die Wurzel von Elodea anschließen, bei der noch fünf peripherische Gefäße nachgewiesen sind. Höher entwickelt sind die Wurzeln von Stratiotes, Hydrocharis und Limnobium.

Die Befruchtung der Blätter geschieht in der Weise, daß die Blüten aus dem Wasser heraustreten, durch Verlängerung entweder des Blütenstieles oder des oberen Teiles des Fruchtknotens, während der übrige Teil desselben tief untergetaucht bleibt. Die Samenreifung muß bei allen unter dem Wasserspiegel stattfinden, wobei entweder eine Krümmung des Blütenstieles, wie bei Limnobium, Ottelia, oder eine spiralige Einrollung derselben wie bei Vallisneria, oder eine Senkung der ganzen Pflanze, wie bei Stratiotes vorkommen kann. Damit will aber nicht gesagt sein, daß diese Vorgänge eine direkte Folge der Befruchtung sind.

Wie schon oben erwähnt wurde, besitzen die Pflanzen Limnobium, Stratiotes zwei Blattformen, wenn man sie so auffassen will. Diese Eigentümlichkeit veranlaßte die Annahme, daß sie Gebilde der direkten Anpassung an das Leben der Pflanze in verschiedenen Medien sind, so daß Constantin sogar angibt, daß ein und dasselbe Blatt, das sich unter dem Wasserspiegel befindet, sobald es an die Luft kommt, Spaltöffnungen bildet.

In dieser Arbeit will ich also zunächst einige morphologische Untersuchungen über diese Pflanzen anstellen, dann meine Versuche anschließen über die oben erwähnte Frage: ob die Heterophyllie bei Limnobium und Stratiotes als Ursache die direkte Anpassung an die Umgebung hat, mit anderen Worten: ob das Medium einen direkten Ein-

fluß auf die Pflanze ausübt und die Bildung der einen oder anderen Blattform verursacht, und schließlich einige Versuche beschreiben, die zur Erklärung der Senkung von Stratiotes aloides im Winter beitragen.

I.
Limnobium Boscii.

Zwei gegeneinander stehende Niederblätter N, N_I, Fig. 3 umhüllen die junge Ausläuferpflanze von Limnobium vollständig. Von diesen ist das erste steril, in der Achsel des zweiten N_I entwickelt sich ein Höckerchen, das nach kurzer Zeit sich in drei Achselknospen: A, a, a' unterscheiden läßt, und zwar in eine mittlere und zwei seitliche. Die mittlere ist die Anlage des ersten Ausläufers, indem sie das erste Niederblatt n und ihm gegenüber das zweite n_I bildet. Der Vegetationskegel nimmt an Größe zu und in der Achsel dieses zweiten Niederblattes entstehen die Achselknospen ${}_1a, A_1, {}_1a'$, wovon die mittlere der nächsten Generation entspricht. Gleichzeitig fängt am Hauptvegetationspunkt V die Laubblattbildung an. Nachdem das Achselprodukt des zweiten Niederblattes sich in die drei Knospen a, A, a' getrennt hat, erscheint am Vegetationspunkt V das erste Laubblatt; indem die mittlere Knospe A ein rasches Wachstum der Länge nach zeigt, kommt sie höher zu stehen als die Anlage de ersten Laubblattes B.

Das erste Blatt B steht zu dem zweiten Niederblatt N_I in einem Winkel von etwa 144°, ebenso die nachfolgenden Blätter, so daß sie in einer $^2/_5$-Divergenz am Vegetationspunkt angeordnet sind.

Die Blätter N, B, B_2, B_4 usw. sind steril, so daß die Anordnung der fertilen Blätter N_1, B_1, B_3, ... wieder eine Spirale von $^2/_5$ bildet.

Mit dem Wachstum der neuen Pflanze streckt sich der neue Ausläufer A und nimmt eine horizontale Stellung an, so daß er die gerade Fortsetzung des Ausläufers bildet, aus dem die Mutterpflanze sich entwickelt hat. Die Medianebene der zwei Niederblätter N und N_I steht mit derjenigen der zwei Niederblätter n und n_I des Ausläufers A in einem Winkel von ca. 144°. In demselben Winkel stehen die zwei Ebenen der Niederblätter von den Ausläufern A und A_I, so daß jede neue Pflanze nicht an derselben Seite des Ausläufersystems (Sympodiums) herauskommt, sondern die Pflanzen zu den Ausläufern wieder in einer Spirale von $^2/_5$ angeordnet sind. Infolgedessen hat erst die sechste vegetative Generation dieselbe Richtung wie die Mutterpflanze, durch Krümmung aber richten sich alle Generationen nach oben.

Wie in der Achsel des zweiten Niederblattes wird dasselbe Knospensystem auch in der Achsel jedes fertilen Laubblattes angelegt. Der

Unterschied zwischen dem ersten Ausläufer *A* und den späteren besteht nur in dem raschen Wachstum und der Richtung. Kaum ist der zweite Ausläufer zum Vorschein gekommen, als der erste schon vier weitere vegetative Generationen gebildet hat. Die Kräftigkeit des ersten Ausläufers hat zur Folge das Unterbleiben der Entwicklung der folgenden; sie stehen aber in Korrelation zueinander, so daß, wenn man den Hauptausläufer abschneidet, der zweite ihn ersetzt. Anders aber verhalten sie sich bei schlechten Ernährungsbedingungen, wie z. B. bei Kultivierung auf dem Lande, wovon wir weiter sprechen werden. Dann läßt sich ein gleiches Wachstum bei allen Ausläufern beobachten, so daß sie nach allen Richtungen hin neue Pflanzen erzeugen können. Das ist daraus zu erklären, daß der erste wegen der ungünstigen Bedingungen nicht zur vollen Entwicklung gelangt ist, weshalb sich der zweite entwickelt hat und dann der dritte usw.

Das Wachstum der zwei seitlichen Achselknospen *a* und *a'* unterbleibt und, wie wir weiter sehen werden, wird sich später die rechte und seltener die linke Knospe zur Infloreszenz entwickeln. Die andere bleibt unter normalen Verhältnissen unentwickelt.

Die Wurzeln einiger Hydrocharideen (Hydrocharis morsus ranae, Limnobium Boscii usw.) weisen eine Eigentümlichkeit auf. Sie besitzen nämlich bekanntlich anstatt einer Wurzelhaube eine Anzahl von einer Zellage dicken Kappen, die sich von der Wurzel leicht trennen lassen, weshalb Udo Dammer[1]), um die biologische Bedeutung dieser Kappen zu erklären, zu dem Schlusse gekommen ist, daß bei heftigem Regenguß, welcher das Wasser anschwellen macht, dank dem Bau ihrer Blätter die Pflanze in die Höhe getrieben wird und deswegen die Wurzeln aus dem schlammigen Boden ausziehen muß, indem sie die Wurzel wie den Finger aus dem Handschuh herauszieht, ohne daß die Wurzelspitze verletzt wird. Diese Erklärung scheint uns höchst unwahrscheinlich. Daß die Kappen als Schutzorgan für die Wurzelspitze dienen, unterliegt keinem Zweifel. Doch ist vielmehr anzunehmen, daß diese Kappen nicht das Ausziehen, sondern das Eindringen in den Boden erleichtern. Eine solche Wurzel hat mit den Kappen eine pfeilförmige Gestalt. Die innere Kappe ist, wie wir weiter sehen werden, die größte. Beim Ausziehen der Wurzel würden natürlicherweise alle übrigen Kappen mit ihr im Boden bleiben. Wozu dann die große Anzahl der Kappen? Unsere Versuche beim Herausziehen haben gezeigt, daß die Kappen sich nicht von den Wurzeln trennen.

---

1) pag. 14.

Über die Genesis dieser Kappen ist Dammer zu keinem Resultat gekommen.

Janczewski[1]), der sich auch mit der Wurzel von Hydrocharis befaßt hat, schreibt: „la coiffe et l'épiderme constituent deux tissus indépendants. Il est cependant assez probable que leur génèse est commune".

Van Tieghem[2]) sagt: „la coiffe lui est étrangère et ne peut être assimilée à la coiffe épidermique des plantes ordinaires ...."

Strasburger[3]) schreibt, daß die Kappen ihrem Ursprung nach nicht zur Wurzel gehören, vielmehr aus einer die Wurzel bei ihrer Anlage umgebenden Hülle hervorgehen und demgemäß als Wurzeltaschen unterschieden werden.

Unsere Präparate gewannen wir im Querschnitt von jungen Ausläufern, wo in verhältnismäßig kleiner Ebene viele Wurzeln angelegt werden, so daß wir Längsschnitte von Wurzelanlagen bekamen. Die Fig. 4. zeigt einen solchen medianen Längsschnitt, der sehr deutlich die gemeinschaftliche Entstehung von Dermatogem und Periblem zeigt. Die Zellschicht, die sich direkt an Dermatogen anschließt, bildet die innerste Kappe. Da aber eine scharfe Abgrenzung zwischen den verschiedenen Schichten am Stamm nicht so deutlich ist, konnten wir nicht auch bei ganz jungen Anlagen die Genesis der Kappen unterscheiden. Am besten konnten wir ganz junge Stadien von Wurzeln bekommen beim Längsschnitt von Wurzeln, die im Begriff waren, Wurzeln zweiter Ordnung zu bilden. An solchen Präparaten ist es uns gelungen, die Entstehung der Kappen bis zu einem gewissen Grade zu verfolgen.

Eine solche Wurzel ist als haubenlos zu betrachten. Allem Anschein nach ist die Endodermis der Ursprung der Kappenbildung.

Sie bildet im Jugendstadium eine Umhüllung der Wurzelanlage und teilt sich durch Längswände in zwei bis drei Schichten (Fig 5). Wir konnten nicht beobachten, ob die innere Schicht der Rinde bei der Kappenbildung auch teilnimmt. Bei den anderen Monokotylen bildet die Endodermis die Wurzeltasche, um die jungen Wurzelanlagen zu schützen, und unterbleibt die weitere Entwicklung, wenn die Tasche zweischichtig ist. Hier aber geht der Vorgang noch weiter, indem sie sich in mehreren Zellschichten entwickelt und frühzeitig eine Auflösung des Zusammenhanges zwischen den aufeinander liegenden Schichten auftritt. Die innerste Kappe ist die größte, die äußerste die kleinste. Bei der Annahme, daß bei der Kappenbildung die Wurzel selbst keinen

1) pag. 168.
2) pag. 696.
3) pag. 40.

Teil nimmt, dürfen wir entwicklungsgeschichtlich nicht von Alter sprechen, obwohl die Zellen der äußeren schon längst in Dauerzustand übergegangen sind, während die Zellen der innersten sich noch in Teilung befinden. Die Zellen der Kappen zeigen dieselbe Teilungsart wie Dermatogen.

Die Dermatogenbildung scheint erst spät einzutreten, so daß bei jungen Wurzelanlagen ein Unterschied zwischen der innersten Kappenschicht und Dermatogen nicht deutlich ersichtlich ist. Die vier Zellschichten *K* (Fig. 4 und 6) entsprechen je einer Kappe, *D* bezeichnet Dermatogen, *P* Plerom und *E* Endodermis.

Ein Querschnitt an der Basis einer älteren Wurzel (Fig. 7) zeigt nach außen eine Epidermis aus etwa viereckigen Zellen und von einer Cuticula überzogen. Darauf folgt die äußere Rinde aus zwei bis drei Zellschichten, die aus rundlichen Zellen bestehen und zwischen denen kein Luftraum vorhanden ist. Die äußere Schicht der inneren Rinde besteht aus 13—17 radial liegenden, einschichtigen Zellreihen, wobei die Zellen länglich gestreckt sind. Diese Schicht bildet mit der innersten Schicht der äußeren Rinde die großen Luftkanäle. Diaphragmen sind in regelmäßiger Entfernung von ca. 1 mm voneinander vorhanden, die wie bei den Blättern aus stärkereichen Zellen bestehen. Darauf sind einzelne größere Zellen ersichtlich, gänzlich ausgefüllt von einer rötlichen, nicht flüssigen Masse (Fig. 7 *c*). Die Entstehung der Luftlücken hat Rohrbach eingehend bei Hydrocharis beschrieben. Die radialen Zellreihen der Rinde enden nach innen in zwei Zellen und stoßen endlich an die aus rundlichen, mit verdickten Wänden versehenen Zellen bestehende Stärkescheide, die zweischichtig ist und zwischen je vier Zellen einen Luftraum besitzt. In der äußeren Schicht der inneren Rinde sind protoplasmatische, stärkeführende Zellen vorhanden, die miteinander verbunden sind. Die Fig. 9 zeigt einen Längsschnitt einer Wurzel, in dem diese Zellen getroffen sind. Dieselben Zellen haben wir bei Hydrocharis-wurzel beobachtet (Fig. 9 rechts).

Der axiale Gefäßstrang zeigt unter der Endodermis das Pericambium und direkt darauf die radial liegenden großen Ringgefäße. Die Zahl der Gefäßteile variiert zwischen drei und sieben. Der Siebteil liegt zwischen den Gefäßen. In der Mitte des Stranges sind die Zellen etwas größer und besitzen verdickte Wände (Fig. 8).

Die Wurzelanordnung bei Limnobium stimmt mit der von Hydrocharis einigermaßen überein. Bei Hydrocharis tritt sie stets an der Basis der in der Achsel des zweiten Niederblattes sich entwickelnden neuen Generation auf und durchbricht infolgedessen das zweite Nieder-

blatt. Deshalb ist uns die Angabe Rohrbach's nicht ganz klar, der schreibt: „Die Wurzel durchbricht dann frühzeitig je nach ihrer Stellung eines dieser Blätter". Die erste Wurzel hat nämlich stets dieselbe Stellung an der Basis der neuen Generation und diese entsteht immer in der Achsel des zweiten Niederblattes; infolgedessen ist es unmöglich, daß sie das erste Niederblatt durchbricht, wohl aber ist dies der Fall bei der zweiten Wurzel, die an der Basis des ersten Laubblattes sich entwickelt. Der Unterschied bei Limnobium besteht darin, daß, bevor die das zweite Niederblatt durchbrechende Wurzel austritt, die sofort wegen ihres starken positiven Geotropismus und starken Wachstums (Fig. 11) erkennbar ist, ein Kranz von neun oder mehr Wurzeln sich bildet und an der Basis jedes Laubblattes statt einer, wie bei Hydrocharis, deren drei bis vier. Eine Reduktion der Zahl der Wurzeln einer Ausläuferpflanze haben wir bei einem Versuch beobachtet, wo die linke Achselknospe des zweiten Niederblattes zur Entwicklung kam, nachdem wir den Vegetationskegel und alle anderen Knospen abgeschnitten haben (Fig. 10). Der zuerst entwickelte Ausläufer dieser Knospe hat nur eine einzige Wurzel (Fig. 11 *w*) gebildet und zwar diejenige, die sich unter der mittleren Sproßgeneration in der Achsel des zweiten Niederblattes entwickelt und dieses durchbrochen hat. Diese Reduktion der Wurzelzahl stellt eine Entwicklungshemmung dar, die allem Anschein nach der schlechten Ernährung zuzuschreiben ist.

Wie wir schon angedeutet haben, zeigen nicht alle Wurzeln von Limnobium dieselben Eigenschaften. Zunächst sind sie nicht alle gleich stark. Von den vier Wurzeln z. B., die an der Basis eines Laubblattes sich bilden, entwickelt sich stets die zu unterst liegende am kräftigsten und zeigt gleich nach dem Austritt aus dem Gewebe einen starken positiven Geotropismus, während die anderen nach allen Richtungen streben. Der Hydrotropismus ist allen Wurzeln gemeinsam. Außerdem zeigt die erstere ein rascheres Wachstum und kann eine Länge von 0,55—0,60 m erreichen, während die letzteren nur 0,08—0,10 m lang werden.

Nachstehende Tabelle zeigt das Wachstum beider Wurzeln während 31 Tagen.

	21. VI.	27. VI.	5. VII.	22. VII.	
Mittlere Wurzel	0,018	0,175	0,46	0,56	Wasser und Dunkel
Seitliche Wurzel	0,043	0,044	0,08	0,08	

Dasselbe Resultat erzielten wir in verschiedenen Medien.

Anatomisch zeigen die Wurzeln keine wesentlichen Unterschiede. Bei den kräftigen sind die Lufträume viel größer, während bei den anderen die tagentialzentripetal an der äußeren Schicht der inneren Rinde auftretenden Teilungen teilweise unterbleiben, so daß sie nur aus zwei bis drei Zellreihen besteht. In dem axialen Zylinder findet eine Reduktion der Zahl der Gefäßteile bis auf drei statt, ferner zeigen die letzteren kurz nach dem Austritt aus dem Gewebe eine reichere Verzweigung.

Über Limnobium bemerkt Richard, daß er die Pflanze rein diözisch gefunden habe. Er hat aber Herbarmaterial von Bose untersucht und schreibt zugleich, nach den ihm von Bose gemachten Mitteilungen scheine es, daß dieser letztere die Pflanze als monözisch betrachtet habe. Chatin hält die Pflanze ebenfalls für diözisch mit Berufung auf Richard und bemerkt, daß die von ihm untersuchte Pflanze rein weiblich war.

Die Pflanze, die wir untersucht haben, stammt aus Nordamerika. Anfänglich hielten wir die Pflanze auch für diözisch, da wir wirklich neben rein weiblichen Exemplaren auch solche mit nur männlichen Infloreszenzen gefunden haben, während aber z. B. die Mutterpflanze nur männliche Blüten bildete, fanden wir bei einer von einem Ausläufer entwickelten Tochterpflanze nur weibliche Blüten, bis wir plötzlich auf eine rein monözische Pflanze stießen (Fig. 12). Diese Beobachtungen und die von den oben erwähnten Autoren gemachten Angaben haben mich veranlaßt, die Blütenverhältnisse näher zu untersuchen.

Wie bei der Beschreibung der Sproßverhältnisse oben gesagt wurde, entwickelt sich in der Achsel jedes zweiten Blattes von dem ersten Niederblatte ausgehend, drei Achselknospen. Die rechte, seltener die linke, ist diejenige, welche sich zur Infloreszenz entwickelt. Die erste Pflanze, welche wir untersucht haben, hat von den drei Achselknospen des zweiten Niederblattes die rechte als weiblichen Blütenstand gebildet, die rechte Knospe einer Sprossengruppe höherer Ordnung dagegen einen unentwickelten männlichen Blütenstand. Die zweite Pflanze lieferte dasselbe Resultat. Die drei ersteren Achselknospen der dritten Pflanze waren unentwickelt, die rechte war männlich. Von den drei Achselknospen des zweiten Laubblattes gelangten der mittlere vegetative Sproß und der linke zu keiner Entwicklung, wohl aber der rechte, der sich zu einem weiblichen Blütenstand entwickelte. Bei den drei nachkommenden fanden wir den rechten wieder zu einer weiblichen Infloreszenz entwickelt.

Die übrigen untersuchten Pflanzen hatten meist die ersten Blütenstände weiblich, die höherer Ordnung männlich. Andere

Pflanzen wieder waren entweder rein männlich oder rein weiblich (Fig. 13).

Aus diesen Beobachtungen ergibt sich, daß wir es mit einer rein monöcischen Pflanze zu tun haben. Das Vorkommen von rein männlichen oder weiblichen Exemplaren beruht darauf, daß die zum anderen Geschlecht bestimmten Achselknospen sich noch nicht entwickelt haben. So lassen sich die verschiedenen Angaben erklären. Hier ist zu erwähnen, daß von 20 untersuchten Pflanzen bei 19 die rechts von dem vegetativen Sproß liegende Knospe sich zum Blütenstand entwickelt und nur eine Pflanze das Gegenteil gezeigt hat.

Rohrbach[1]) hat bei Hydrocharis nie eine Infloreszenzknospe in der Achsel der Niederblätter beobachtet, während bei Limnobium, wie wir schon erwähnt haben, fast immer seitlich der neuen Generation in der Achsel des zweiten Niederblattes eine Infloreazenzknospe angelegt wird. Sie kommt nicht immer zur Entwicklung, läßt sich aber von dem gegenüber liegenden Laubsproß als solche unterscheiden.

Der männliche Blütenstand ist ein cymöser Doppelwickel (Fig. 14). Die mittlere Blüte ist die älteste, ihr seitlich entstehen je sechs jüngere, so daß die zwei äußersten die jüngsten sind. In der schematischen Darstellung (Fig. 14 *II*) zeigen die Buchstaben B_1, B_2, B_3 ... die Reihenfolge der einzelnen Blüten an. Der ganze Blütenstand ist in eine Spatha eingeschlossen, die aus zwei Hüllblättern besteht, zwischen den einzelnen Blüten sind zahlreiche Intervaginalschuppen vorhanden.

Die Entwicklungsgeschichte der einzelnen Blüten weicht nicht von der der Hydrocharisblüten ab. Wie bei dieser sind die Glieder aller Kreise in einer $^1/_3$-Divergenz angeordnet (Fig. 15). Zuerst entstehen die drei Kelchblätter, dann alternierend die drei Kronenblätter und unter dem zuerst entstandenen Kelchblatt das erste Staubblatt usw. Die Staubblätter bilden fünf Kreise von je drei Gliedern. Der fünfte Kreis besteht nicht immer aus drei und zwar fertilen Gliedern; bald fehlen zwei, bald eins, manchmal sind alle drei steril, manchmal zwei oder eins. Bei Hydrocharis sind nur vier Staubblattkreise vorhanden, deren letzter steril ist.

Im weiblichen Blütenstand kommt eine Reduktion der Zahl der einzelnen Blüten bis zwei vor. Die Spatha vertreten hier zwei kleine Vorblätter, in deren Achsel die einzelnen Blüten entstehen.

Die weibliche Blüte besteht aus drei Kelchblättern, drei etwas längeren Kronenblättern und damit alternierend 3×2 Staminodien,

---

1) pag. 79.

das Gynäceum aus sechs Fruchtblättern, die oben in je zwei gespaltene, papillöse, weiße Narben auslaufen. Der Fruchtknoten ist einfächerig und vollständig mit Schleim gefüllt. Die sechs Plazenten reichen fast bis in die Mitte des Fruchtknotens.

Die Blüten treten über den Wasserspiegel heraus durch starkes Anwachsen des Blütenstieles. Während die männliche Blüte, nachdem sie ihre Funktion vollzogen hat, zugrunde geht, krümmt sich die weibliche Blüte nach einem Aufenthalt von mehreren Tagen an der Luft nach unten. Es fragt sich nun zunächst, ob diese Krümmung eine Folge der Befruchtung ist. Zu diesem Zweck haben wir von verschiedenen Blüten, bevor sie sich geöffnet haben, den oberen Teil abgeschnitten, so daß eine Bestäubung ausgeschlossen war. Nach einigen Tagen trat wieder die Krümmung ein. Einen weiteren Versuch stellten wir an, indem wir eine Pflanze mit einer jungen weiblichen Blüte am Boden eines verhältnismäßig tiefen, mit Wasser gefüllten Gefäßes befestigten. Die junge Blüte zeigte zunächst das Bestreben, die Wasseroberfläche zu erreichen, und nachdem ihr dies nicht gelang, krümmte sie sich nach unten (Fig. 16). Abgesehen von der Unabhängigkeit der Krümmung von der Befruchtung zeigte der Versuch, daß ein Hydrotropismus, der diese Krümmung verursachen konnte, ausgeschlossen ist.

Schließlich haben wir eine Pflanze mit einer weiblichen Blüte, deren Stiel schon im Begriff war, sich zu krümmen, umgestürzt, wie Fig. 17 *II* zeigt. Anstatt, daß nun die schon angefangene Krümmung nach dem Topf zu sich fortsetzte, richtete sich der Fruchtknoten im Verlauf von einigen Tagen nach unten. Diesen Geotropismus zeigt jedoch der Fruchtknoten nicht im älteren Zustand, wenn die Samenreifung sich schon vollzogen hat. Die Fig. 17 *I* stellt eine Pflanze mit einem in diesem Stadium befindlichen Fruchtknoten dar. Dieser hat die zuerst angenommene Krümmung beibehalten.

Die Samenanlagen sitzen, wie bei Hydrocharis, auf den Plazenten und teilweise auf den Fruchtwänden atrop und zeichnen sich dadurch aus, daß sie an beiden Enden verlängert sind, besonders der Funiculus, der eine Länge von ungefähr der Hälfte der jungen Samenanlage einnimmt. Der Embryosack wie die Embryobildung bietet keine besonderen Abweichungen dar. Zu erwähnen ist nur, daß die Antipoden von einer Protoplasmamasse umgeben sind und auf einer basalen Verschmälerung des Embryosackes sitzen.

Die reifen Samen weisen eine eigentümliche Struktur der Samenschale auf; sie besitzen nämlich eigentümliche kleine Auswüchse, deren Entwicklung wir in folgendem klar legen wollen. Sie sind im Verhältnis

zu der Samengröße lang und bestehen meistens aus zwei Zellen; nicht selten kommen jedoch auch solche mit einer oder drei Zellen vor. Die Gestalt dieser Zellen zeigt die Fig. 19. Die Zellwände besitzen ringförmige Verdickungen, die von einem zwischen beiden Zellen befindlichen dicken Stiel ausgehen. Es können drei nacheinander parallel liegende Zellen einen Auswuchs bilden, oder drei aneinander anstoßende, der dann, wie die Fig. 19 *II* zeigt, einen verschiedenen Querschnitt besitzt.

Diese Gebilde verdanken ihren Ursprung dem äußeren Integument und besonders dessen äußerer Zellschicht. Die länglich gestalteten Zellen dieser Schicht werden schon im Jugendzustand größer als die der inneren Schicht (Fig. 20 *I*), indem die Zellwände eigentümliche, zahnförmige, konische Verdickungen zu bekommen anfangen; tatsächlich aber sind die Zellen ringförmig, nach innen stark, nach außen sehr schwach verdickt, so daß sie bei Längsschnitt ein kammförmiges Gebilde darstellen, dessen Zahnspitzen sich nach außen richten, wie die Fig. 19 *k* zeigt. In folgenden Stadien treibt die in der Mitte zwischen zwei Zellen befindliche Wand stark nach außen, so daß die Außenwände der beiden Zellen mitwachsen und schließlich werden sie auch ringförmig verdickt (*b*, *c*). Das ganze bildet ein Gerüst, das die Zellen vor jedem Druck, entweder von innen nach außen, wenn die Samen im Wasser liegen, oder von außen nach innen bei trockenem Zustande, schützt.

Die innere Zellschicht dieses Integuments zeigt keine weitere Entwicklung und fungiert in reifem Zustande wahrscheinlich als Bindegewebe zwischen der Epidermis und der harten Schale. In fertigem Stadium ist diese Schicht kaum zu sehen, wenn man die Entwicklung nicht von Anfang an verfolgt.

Die harte Schale bildet sich hauptsächlich von dem inneren Integument und besteht wie dieses aus zwei Zellschichten. Schon frühzeitig tritt eine gewisse Verdickung der äußeren und inneren Zellwände des inneren Integuments ein, während die Zwischenwände der zwei Zellschichten unverdickt bleiben. Diese Verdickung gehört wahrscheinlich der Mittellamelle zu. Nach ihnen zeigen diese Zellwände eine eigentümliche Beschaffenheit. Es sitzt nämlich darauf eine gallertartige, dünne Schicht, die aus zahlreichen kleinen Partikelchen besteht. Dieselbe Beschaffenheit zeigen auch die verdickten Wände der Auswüchse. Wenn diese Schicht mit Wasser in Berührung kommt, quillt sie stark auf und infolgedessen tritt eine große Spannung der Samenschale ein, die wahrscheinlich beim Öffnen der Schale eine große Rolle spielt. Behandelt man einen Querschnitt der Schale mit Wasser, so sieht man,

wie die innere Schicht *a* (Fig. 20 *II*) sich nach innen krümmt. Das ist dem Vorhandensein der gallertartigen Schicht *d* zuzuschreiben, die durch das Aufquellen einen Druck nach innen ausübt.

Die Keimung von Limnobium hat das Vorhandensein von Wasser zur Voraussetzung, auf dessen Grunde sie stattfindet. Wie wir schon gesehen haben, wird die Samenschale durch die Berührung mit Wasser gespannt, so daß der Druck des Embryowachstums genügt, daß sie der Länge nach mit dem Reißpunkt am Mikropylenende aufspringt. Durch Streckung des Kotyledons gelingt es dem Keimling, mit der Wurzel herauszukommen[1]). Nachdem der Keimling von der Samenschale befreit ist, steigt er rasch an die Wasseroberfläche auf, indem er den Kotyledon und die Stammknospe auf den Wasserspiegel streckt und die Hauptwurzelanlage nach unten richtet. Dieses Aufsteigen des Keimlings gelingt durch die in den Interzellularräumen des Kotyledons vorhandene Luft. Wir haben beobachtet, daß die nach oben gerichtete Seite des Kotyledons keinen festen Zellenzusammenhang hat, sondern aus einem lockeren Gewebe besteht, in dem kleine, mit Luft gefüllte Interzellularräume vorhanden sind. Infolgedessen muß der Keimling die oben erwähnte Stellung einnehmen, in der er verbleibt, bis er das zweite Blatt treibt (Fig. 21). Der Kotyledon dreht sich dann langsam nach unten und die zwei Blätter strecken sich nun auf der Wasseroberfläche. Diese Krümmung des Kotyledons, die wahrscheinlich die Folge des Wachstums und Heraustreibens des zweiten Blattes ist, bewirkt eine Verschiebung der Wurzelachse und die senkrechte Richtung nimmt jetzt die erste Adventivwurzel an, die ihre Entstehung unter der zweiten Blattanlage hat. Sie zeigt ein starkes Wachstum, während die Hauptwurzel zugrunde geht. Ein Vegetationskegel ist nicht erkennbar, wohl aber die Anlagen des zweiten und dritten Blattes, nachdem das erste Blatt herausgewachsen ist. Zugleich mit der zweiten Blattanlage wird auch die erste Adventivwurzel angelegt. An der Seite des dritten Blattes wächst auch die dritte Wurzel, d. h. die zweite Adventivwurzel heraus. In dem weiteren Entwicklungsstadium der Pflanze hört dieses Gesetz bezüglich der Zahl der Wurzeln auf, da jedem Blatt nicht nur eine, wie dies bei Hydrocharis auch weiter zutrifft, sondern eine Gruppe von drei bis vier Wurzeln entspringt, die aus einer in der Mitte unten liegenden und zwei bis drei seitlichen besteht, wie wir dies bei der Wurzelbeschreibung schon erwähnt haben.

---

1) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, pag. 269.

Im Jugendzustande schwimmt also die Pflanze eine Zeitlang, was für die Verbreitung von großem Vorteil ist, bis die Wurzeln den Boden erreichen. Befindet sich die Pflanze in seichtem Wasser, daß die Wurzeln in den Boden eindringen können, so befestigt sie sich und kommt zur vollen Entwicklung.

Die ersten Keimblätter sind, wie die späteren, herzförmig, jedoch viel kleiner und mit sehr kurzem Stiel versehen.

Blyxa [1]).

Richard hat über Blyxa Roxburghii und B. Auberti geschrieben[1]): Blyxa ist eine submerse einjährige Pflanze und bildet eine Rosette mit zahlreichen bandförmigen Blättern, die in $^2/_5$-Divergenz angeordnet sind an einem kleinen ovalen Stamm. Sie sitzt auf dem Wassergrunde fest, durch ein Büschel von zahlreichen dünnen Adventivwurzeln sich haltend; der Vegetationspunkt liegt in einer Vertiefung der Stammspitze. Die Blätter sind lang und schmal, in der Gestalt an die Spreite von Gramineenblättern erinnernd, spitzig, an der Basis etwa dreikantig und am Rand mit Floßzähnen versehen (Fig. 22). Die ersten Blätter besitzen nicht nur am Rande, sondern auch auf der Unterseite am Mittelnerv solche Floßzähne. Letztere sind einzellige, kleine, spitzige Gebilde, am oberen Teil etwas verdickt.

Ursprünglich bestehen die Blätter aus drei Zellagen, deren äußere ungeteilt bleiben. Durch tangentiale Teilungen der inneren, parenchymatischen Schicht entstehen die späteren Stadien mit mehreren Zellschichten. Große Luftkanäle sind vorhanden, die durch Diaphragmen in einzelne Lufträume geteilt werden, welche letztere wieder durch die in den Diaphragmen vorhandenen Interzellularkanäle miteinander in Verbindung stehen. Die Diaphragmen zeigen sehr oft eine eigentümliche Beschaffenheit. In der Mitte liegen nämlich langgestreckte Zellen, die eine gefäßähnliche Zellengruppe bilden. Dieses Bündel besteht aus fünf oder sechs Zellen, deren Wände verdickt sind. Eine Zelle davon, die obere, ist viel größer als die übrigen. Die Fig. 23 *I* zeigt einen Längsschnitt eines solchen Bündels. Der Schnitt wurde parallel der Blattfläche ausgeführt, während wir, um einen Querschnitt des Bündels zu bekommen, den Schnitt der Länge nach und senkrecht zur Blattfläche ausführten

---

1) Untersucht wurde teils von Prof. Goebel 1885 in Ceylon gesammeltes Alkoholmaterial, teils frisches, welches aus Samen auskeimte, den Herr Direktor Willis aus Peradeniya zu senden die Güte hatte.

2) Mem. Inst. Fr. 1811. Mit dieser Gattung hat sich auch v. Maximowicz beschäftigt, ebenso Clarke in: The Journ. of the Linn. Soc. 1873, Vol. XIV.

(Fig. 23 *II*). Die Zellen besitzen außer der Wandverdickung Protoplasmainhalt und bilden lange Röhren, die sich direkt an die der Länge nach laufenden Leitbündel schließen. Querwände sind vorhanden; die Zellkerne besitzen längliche Gestalt. Wahrscheinlich haben die verdickten Wände den mechanischen Zweck der Aussteifung des zarten Blattes. In der Fig. 24 *I* eines Querschnittes von einem jungen Blatte, wo ein Diaphragma getroffen ist, sieht man wie diese und die Diaphragmazellen aus dem Mesophyll entstehen.

Das Blatt durchlaufen der Länge nach ein mittlerer und je drei seitliche Nerven. An Querschnitten von jungen Blättern kann man sehr gut verfolgen, wie sie aus einer Zellreihe des Mesophylls entstehen. Es tritt zuerst eine Teilung der Mutterzelle in drei Tochterzellen durch zwei perikline Wände ein, deren mittlere wieder sich in drei oder vier Tochterzellen durch Querwände teilt. Die Fig. 25 *I*, *II* zeigt diesen Vorgang. Durch weitere Teilungen der mittleren Zelle entsteht das Leitbündel, in dem keine Gefäße mit irgendwelchen Wandverdickungen vorhanden sind. Darin liegt ein Interzellularraum, der gegen die Oberseite des Blattes befindlich, von radial liegenden Zellen umgeben ist. Am Blattrande ist eine Gruppe von vier bis fünf nebeneinander liegenden Sklerenchymfasern (Fig. 24 *II*).

Im Jugendzustand ist ein Randwachstum bemerkbar und wahrscheinlich sind es die äußersten Zellen am Rande, die im Jugendzustande Schleim absondern, der zum Schutze dient.

Die Blätter sind so dicht nebeneinander am Stamme angeordnet, daß man kaum von Internodien sprechen kann.

Der Seitensproß scheint bei der Blyxa von derselben Wertigkeit wie die Stammspitze zu sein, wie es bei der Vallisneria der Fall ist[1]).

Die Wurzel von Blyxa erinnert uns an diejenige von Vallisneria. Sie ist ebenso einfach gebaut wie die von den meisten Wasserpflanzen, die untergetaucht leben, wodurch die Wasserleitungsbahnen überflüssig werden, da die Wasserzufuhr nicht mehr von den Wurzeln, sondern direkt von den Blättern besorgt wird.

Die Vereinfachung der Wurzel ist bei Blyxa derart, daß im zentralen Zylinder außer dem axialen Gang, der, wie Fig. 26, 27 zeigt, aus einer Zellreihe entstanden ist, durch Auflösung der Querwände, nur eine Reihe von radial liegenden Zellen vorhanden ist. In einigen dieser

1) Darüber haben Rohrbach, Warming und Müller geschrieben und alle sind derselben Meinung. Gewöhnlich bilden sich nur zwei Seitensprosse, und die Frage, ob sie durch Teilung des Vegetationspunktes entstehen, ist natürlich nicht leicht zu beantworten.

Zellen sind wohl perikline Wände zu sehen, wie bei Vallisneria; wir wollen sie aber nicht als Siebröhren, sondern als wahrscheinliche Andeutungen derselben betrachten.

Der axiale Gang zeigt eine Differenzierung von dem von Vallisneria. Bei dieser ist er einfach ohne Wandverdickungen gebaut, während bei Blyxa zwar sehr zarte, aber sehr deutliche spiralnetzförmige Verdickungen vorhanden sind. Entwicklungsgeschichtlich entsteht dieser Gang aus der Zellreihe *g* Fig. 26 durch Resorption der Querwände, während der ganze zentrale Strang aus der Zelle *a* seinen Ursprung hat. Die Wandverdickungen treten wahrscheinlich später ein.

J. Müller gibt zwei Abbildungen von Vallisneriawurzeln, wo dieser Gang durch drei Wände geteilt ist. Bei mehreren Präparaten, die wir von verschiedenen Wurzeln von Vallisneria spiralig gemacht haben, lassen sich diese Wände nirgends nachweisen. Stets ist der charakteristische Zentralkanal vorhanden und radial davon die dünnwandigen Zellen.

Van Tieghem[1]) betrachtet den axialen Gang als homolog dem Gefäß- und Siebteil der höher differenzierten Wurzeln und die umgebenden Zellen als Pericambium. Ferner meint er, der ganze Wurzelstrang sei eine Hemmungsbildung.

H. Schenck[2]) hat zuerst die Tagentialwände beobachtet und vertritt die Ansicht, daß diese Vereinfachung keine Hemmungsbildung darstellt, sondern durch Wegfall von Elementen bedingt ist. Auch meint er, die periklinen Wände teilen die drei Zellen in je eine Siebröhre und eine Geleitzelle. Siebplatten konnte er jedoch nicht mit Sicherheit nachweisen. Darnach betrachtet er den Wurzelstrang als triarch gebaut und die zwischen den geteilt liegenden je zwei Zellen als den letzten Rest von Pericambium.

Die Wurzel von Blyxa zeigt außer der Differenzierung des axialen Ganges noch eine solche bezüglich der Zahl der diesen Gang umgebenden dünnwandigen Zellen. Bei Vallisneria sind deren neun, bei Blyxa dagegen über 15 vorhanden, wovon fünf durch perikline Wände in je zwei Zellen geteilt sind. Die eine von diesen, stets die nach außen liegende, die sich direkt an die Endodermis anschließt, ist bedeutend größer und läßt sich auf den ersten Blick durch ihre Größe und ihr Lichtbrechungsvermögen von den anderen Zellen unterscheiden. Betrachtet man sie als Siebröhre, so ist der Wurzelstrang pentarch gebaut und die Wurzel nimmt

1) II, pag. 172.
2) pag. 62.

in der Phylogenie des Stranges die nächste Stufe nach der von Vallisneria ein und stellt einen Übergang zu den höher differenzierten Wurzeln von Wasserpflanzen dar.

Die Blüte von Blyxa ist zwitterig, epigyn und typisch dreizählig (K_3, P_3, A_3, C_3, Fig. 28). Sie ist im Jugendzustand in eine Spatha eingeschlossen, die nach oben in zwei Spitzen ausläuft, welche nach innen gekrümmt sind, so daß die eine dicht unter der anderen liegt. Diese Spitzen bilden so eine feste Umhüllung, welche der jungen Blüte zum Schutze dient.

Ursprünglich entsteht die Spatha aus zwei Vorblättern. Anatomisch läßt sich eine äußere, aus großen, und eine innere, aus kleineren Zellen bestehende Epidermis unterscheiden. Die dem Blatt entsprechende innere Schicht, das Mesophyll, beschränkt sich hauptsächlich auf die Stellen wo die Nerven durchlaufen; sonst ist es durch einzelne Sklerenchymfasern vertreten, die in gleichmäßiger Entfernung voneinander liegen und mit den oberhalb der Nerven liegenden Sklerenchymfasern zum Aufrechterhalten der Spatha dienen.

Außer den zwei am Rande liegenden großen Nerven sind noch vier kleinere, seitliche vorhanden. Die Gefäße weisen keine Wandverdickungen auf.

Die Kelchblätter sind länglich und schmal. Die Kronenblätter sind länger als die Kelchblätter und verdienen wegen ihres stark papillösen Aufbaues besondere Erwähnung. Sie sind ebenso schmal und spitzig und in geschlossener Blüte quer gefaltet. Auf der nach innen gekehrten Seite weisen sie drei Furchen auf, eine mittlere und zwei seitliche, wo die Papillen größer und etwas nach unten gekrümmt sind.

Drei Staubblätter bilden das Andraeceum und damit alternierend liegen drei kleine Narben. Der Fruchtknoten ist einfächerig, läßt jedoch die drei kleinen, in zwei gespaltenen Plazenten unterscheiden. Außerdem ist er mit Schleim gefüllt, den die inneren Zellen des Fruchtknotens bilden.

Das Emporsteigen aus dem Wasser geschieht durch Verlängerung des Blütenteiles, der sich zwischen Fruchtknoten und oberer Blüte befindet, während die Spatha mit dem in ihr eingeschlossenen Fruchtknoten untergetaucht bleibt und durch einen kurzen Stiel am Stamm sitzt. Nach der Befruchtung zeigt der Blütenstiel keinen nachträglichen Tropismus wie der von Limnobium.

Eine eingehende Untersuchung verdient die Befruchtung, da wir wegen des ungenügenden Materials nicht feststellen konnten, um was für eine Art der Befruchtung es sich handelt.

Kurz nach der Reife der Samen werden diese durch Abfaulen des Fruchtknotens frei wie bei Ottelia.

Die Samenanlagen sitzen anatrop in den Fruchtknoten auf einem kurzen Funiculus. Die zwei Integumente bestehen je aus zwei Zellagen. Die Schalenstruktur der Samen zeigt äußerlich eine gewisse Ähnlichkeit mit der von Limnobiumsamen. Sie besitzt nämlich Auswüchse derselben Gestalt, weist jedoch den Unterschied auf, daß, während bei Limnobium der sog. Stiel der Auswüchse eine Verdickung der Zwischenwand ist, dieser bei Blyxa aus drei oder mehreren langgestreckten nebeneinander liegenden Zellen mit stark verdickten Wänden besteht und die Außenschicht nicht nur aus zwei oder drei verlängerten Zellen, sondern aus mehreren aufeinander liegenden. Diese äußeren Zellen besitzen auch zarte, ringförmige Verdickungen. Die übrigen Zellagen wandeln sich in hart- und dickwandige Zellen um, die am Rande mit Zähnen versehen und stark lichtbrechend sind (Fig. 29).

Die Samen laufen in zwei große Fortsätze aus, die eine Länge von ca. 6 mm erreichen können, während die seitlichen Auswüchse kaum ¾ mm groß sind. Die reifen Samen sind kaum 2 mm lang, abgesehen natürlich von den großen Fortsätzen.

Über die biologische Bedeutung dieser Auswüchse scheint mir die Erklärung, nach der die Samen beim Austrocknen der Gewässer für die Verbreitung durch Landtiere eingerichtet seien, unwahrscheinlich.

Bei Blyxa ceylanica besitzen die Samen keine Auswüchse; diese bleiben unentwickelt als kleine Höckerchen.

Die Keimung von Blyxa findet wie die von Limnobium am Wassergrunde statt, indem die Samen zu Boden fallen und wegen des langen Aufenthalts im Wasser von Schlamm zugedeckt werden. Der Keimling kommt mit der Wurzelspitze heraus. Der Kotyledon wächst der Länge nach stark an, bis er eine ansehnliche Größe erreicht hat. Ein entsprechendes Wachstum zeigt das hypokotyle Glied, welches unter der Hauptwurzelanlage anschwillt und hier zahlreiche Haare bildet, welche die Bodenbefestigung des Keimlings bedingen, bis diese von den Adventivwurzeln übernommen wird. Die spitzige Gestalt des Kotyledons und das starke Wachstum ermöglichen das Heraustreten der jungen Stammknospe aus dem schlammigen Boden, ohne daß eine Verletzung der Plumula eintritt. Meistens bleibt die Samenschale im Boden stecken, doch kommt es ziemlich oft vor, daß der Kotyledon sie mit sich zieht. Die Hauptwurzel geht frühzeitig zugrunde, während die erste Adventivwurzel an der Basis des Stämmchens und an der Seite des Kotyledons heraustritt und sich sogleich abwärts krümmt (Fig. 30).

Dem Kotyledon gegenüber scheint das erste Blatt und erreicht eine Länge von ca. 5—6 mm, bis das zweite zum Vorschein kommt.

Anatomisch zeigen die ersten Keimblätter keinen wesentlichen habituellen Unterschied von den höher entwickelten Blättern; sie besitzen jedoch nur an der Blattbasis Floßzähne und auch am Rande der Sklerenchymfasern, wie sie hoch entwickelte Blätter aufweisen.

Ottelia alismoides [1]).

Die Pflanze zeichnet sich aus durch ihre gestielten, mit großer Spreite versehenen, untergetauchten Blätter, welche herzförmig sind und eine Blattspreite von ca. 20 cm Durchmesser besitzen. Die Primärblätter der Pflanze sind bandförmig und gehen durch Übergangsformen in höher entwickelte, herzförmige Blätter mit langem Stiel über. Die Fig. 31 zeigt die Übergangsformen, die sich nicht in der Weise vollziehen, wie dies in der „Natürl. Pflanzenfam.“[2]) dargestellt ist. Sie entstehen nämlich durch allmähliche Erweiterung des Blattes, bis sie schließlich eine herzförmige Blattspreite bekommen. Obwohl auch die hochentwickelten herzförmigen Blätter untergetaucht bleiben, gelangen sie doch nahe bis zur Wasseroberfläche und die Blattspreite nimmt eine horizontale Stellung ein.

Das Blatt besteht aus drei Zellschichten. Die zwei äußeren sind chlorophyllreich; das Mesophyll, in dem die Leitbündel angelegt sind, besteht nur aus einer Zellage und ist mit großen Lufträumen versehen. Spaltöffnungen sind nicht vorhanden, wohl aber zahlreiche Wasserspalten auf der Oberseite, besonders an der Blattspitze und am Blattrande oberhalb der Nervenenden. Der Blattrand weist viele Vertiefungen auf, die dem bloßen Auge nicht sichtbar sind.

Zu beiden Seiten des Mittelnervs durchlaufen je fünf große Nerven das ganze Blatt und zwischen diese laufen wieder zahlreiche kleinere, die alle durch Anastomosen miteinander in Verbindung stehen.

Floßzähne sind nur am Rande des dreikantigen Blattstieles vorhanden.

Bezüglich der Blattstellung am Vegetationspunkt haben wir stets eine $^2/_5$-Divergenz, wie die Fig. 32 zeigt. In späteren Stadien aber, bei der Entwicklung der Achselknospen, sind diese in sechs Orthostichen angeordnet, obwohl die neu am Vegetationspunkt entstehenden Blätter

1) Alkoholmaterial aus dem botanischen Garten in Kalkutta und lebende Pflanzen aus dem botanischen Garten in Rostock durch Herrn Baum daselbst gesandt.

2) II. Teil, I. Abt., pag. 256.

die ursprüngliche Stellung behalten, so daß einerseits die sterilen, andererseits die fertilen Blätter zwei Spirallinien bilden. In der Fig. 33 entstehen die Blätter an den fünf Stellen *a*, *b*, *c*, *d*, *e* am Vegetationspunkt. Das 19. und zugleich jüngste Blatt ist fertil, das nachkommende fertile Blatt wird in der Stelle *a* entstehen, das folgende in *b*. Dieselbe Entstehungsart zeigen auch die sterilen Blätter, d. h. das nächste sterile Blatt wird sich in *c* bilden. Die spätere Anordnung der Achselknospen in sechs Orthostichen ist wahrscheinlich Verschiebungen zuzuschreiben.

In zwei Spirallinien sind auch die Blätter von Stratiotes aloides angeordnet und zwar so dicht nebeneinander, daß erst das 17. Blatt auf das erste fällt, welche Anordnung Paul Schenke merkwürdigerweise als $^1/_3$-Divergenz angesehen hat. Die Knospen sind bei Stratiotes in der Achsel der Blätter 1, 7, 13, 19 . . . ., bei Ottelia dagegen, wie schon erwähnt, in der Achsel der Blätter 1, 3, 5, 7 . . . ., so daß bei ersterer die Achselknospen in acht Orthostichen stehen.

Die Wurzel von Ottelia erreicht eine höhere Entwicklung als die von Blyxa und besonders ist dies beim Wurzelstrang der Fall. Dieser steht auf derselben Entwicklungsstufe wie der von Elodea. Er ist pentarch gebaut, indem sich fünf große Siebröhren unterscheiden lassen, die nicht direkt an die Endodermis stoßen wie bei Blyxa, sondern durch das hier geschlossene, ringförmige Perikambium getrennt sind (Fig. 35 *A*). Außer dem mit spiral-netzförmigen Verdickungen versehenen axialen, großen Gang, der manchmal in zwei geteilt ist (Fig. 35 *B i*), sind wohl einzelne Gefäße zwischen je zwei Siebröhren zu sehen, doch konnten wir bei ihnen keine Wandverdickungen nachweisen. Bei Elodea hat van Tieghem solche gesehen. Das mittlere umgibt eine Reihe von parenchymatischen dünnwandigen Zellen, die es von den peripherisch liegenden trennt. Die parenchymatischen Zellen, die auch zwischen Gefäßteil und Siebteil vorhanden sind, hat van Tieghem als Verbindungsgewebe bezeichnet.

Die Außenwände der Epidermiszellen sind etwas kutinisiert. Die Haarbildung unterbleibt vollständig wie bei Blyxa.

Das Rindparenchym zeigt bei beiden Wurzeln keine besondere Abweichungen von dem allgemeinen Typus der submersen Gewächse.

Die Blüte von Ottelia ist zwitterig und sitzt auf einem langen Stiel. Der obere Teil derselben tritt über den Wasserspiegel heraus. Im Jugendzustande ist sie in eine Spatha eingeschlossen, die als Schutzorgan für die junge Blüte dient. Wie wir in der Entwicklungsgeschichte sehen werden, ist diese Spatha aus zwei Vorblättern entstanden, die im späteren Zustande nur an der Spitze getrennt bleiben. Sie besitzt

eigentümliche, flügelartige Gebilde, deren Zahl zwischen vier und acht variiert. Wie an den Blättern sind auch am Rande dieser Gebilde zahlreiche Wasserspalten vorhanden.

Eine zweite Umhüllung, die das Eindringen von Wasser in die innere Blüte im jungen Zustande vollständig verhindert, bilden die drei Kelchblätter. Sie sind gekrümmt und bestehen am Rande nur aus einer Zellschicht, deren Zellen in haarähnliche Gebilde auslaufen. Diese Haare gehen zugrunde, wenn die Blüte sich geöffnet hat. Allem Anschein nach sind diese Haare Schleimzellen, die wegen ihrer lockeren Beschaffenheit den festen Zusammenhalt der gekrümmten Kelchblätter bezwecken und außerdem durch ihren Schleim das Heraustreten der Blüte aus der Spatha erleichtern dürften. Die Unregelmäßigkeit und Vielzelligkeit derselben lassen jedoch schwerlich den Schluß zu, daß sie den bei vegetativen Organen vorhandenen Floßzähnen entsprechen. Jedes Kelchblatt besteht aus vier Zellschichten. Die Zellen der äußeren Epidermis zeigen kutinisierte Außenwände. Spaltöffnungen sind auf dieser Seite, besonders oberhalb der Nerven, reichlich vorhanden. Drei Hauptnerven durchlaufen das Blatt; die Gefäße zeigen Spinalverdickungen.

Die drei Blumenblätter sind weiß, groß, breit, von rundlicher Gestalt und in geschlossener Blüte schön gefaltet. Sie bestehen wie die vegetativen Blätter aus drei Zellschichten, wovon die Epidermis aus papillösen Zellen besteht. Im Mesophyll sind außer den Gefäßbündeln Interzellularräume vorhanden. An der Basis jedes Kronenblattes liegt nach innen eine große Nektardrüse.

Die Staubblätter bestehen je aus vier Pollensäcken und einem dreikantigen, verhältnismäßig kurzen Filament, dessen Eckzellen papillös sind. Im Jugendzustand sind die Antheren extrors. Sie stehen in zwei Kreisen, deren ersterer aus drei Paaren besteht. Die Glieder jedes Paares sind durch das Nektarium des Kronenblattes getrennt. Der zweite, innere Kreis setzt sich aus drei einzelnen Staubblättern zusammen. Im älteren Entwicklungsstadium sind die Kreise nicht mehr zu unterscheiden, indem die einzelnen Glieder scheinbar zu einem Kreis gehören. Wie die Kronenblätter, sind auch sie an der Basis mit Nektardrüsen ausgerüstet, die jedoch viel kleiner sind als die der ersteren.

Neun bis zehn Fruchtblätter, die oben in entsprechende Narben auslaufen, bilden den Fruchtknoten. Die Plazenten sind in zwei gespalten; sie reichen bis zur Mitte des Fruchtknotens, ohne daß es jedoch zu einer Verwachsung kommt. Der Innenraum ist vollständig mit Schleim gefüllt, welchen die innere Epidermis des Fruchtknotens mit Ausnahme der inneren Zellen der gespaltenen Plazenten, die ursprüng-

lich zur äußeren Epidermis des Fruchtblattes gehören, absondert. Bei den Samenanlagen und direkt unter der Mikropyle derselben befindet sich eine Gruppe von Schleimzellen, die ein traubenförmiges Gebilde darstellen und wahrscheinlich den Zweck haben, den Pollenschlauch in die Mikropyle zu leiten. Der Schleim färbt sich mit Sodakorallin schön rot. Die Färbung hält nach der Waschung mit Sodalösung an, verschwindet aber nach längerem Verweilen darin. Im Wasser löst er sich schwer.

Die Narben sind länger als die Staubblätter und bis zur Hälfte in zwei gespalten. Am Rande und innen sind sie stark papillös und stehen mit dem Innenraum des Fruchtknotens frei in Verbindung.

Die Samenanlagen sitzen mittels eines kurzen Funiculus in großer Anzahl anatrop auf den Plazenten und inneren Fruchtwänden. Die zwei Integumente bestehen je aus zwei Zellagen. Im Reifezustande besitzt die Samenschale dünne, lange Haare, die dem Samen eine weißliche Färbung geben und die charakteristischen Verdickungen besitzen, jedoch nicht der Quere wie bei Limnobium und Blyxa, sondern der Länge nach. Sie bekommen wahrscheinlich durch nachherige Drehung ein spiralförmiges Aussehen. Das Vorhandensein von Längs- und nicht Querverdickungen ist der Entstehung dieser Haare zuzuschreiben, indem hier nur die Außenwand der Epidermiszellen hinausgeschoben wird, ohne daß Innenwände wie bei Limnobium oder innere Zellen wie bei Blyxa daran teilnehmen.

Entwicklungsgeschichtlich bildet sich in der Achsel jedes fertilen Blattes ein Höckerchen und kurz darauf werden die zwei Blattanlagen, welche die spätere Spatha bilden, als längliche Ausschwellungen angelegt. Sie bleiben an der Basis verwachsen und umhüllen durch rasches Wachstum den Vegetationskegel, bevor die ersten Perigonblätter zum Vorschein kommen. Hierauf erfolgt ein Wachstum des Vegetationskegels der Länge nach, so daß die Bildung des Blütenstieles im Innern der Spatha sich schon vollzogen hat, während am Achselscheitel die drei äußeren Perigenblätter sich als längliche Auswüchse erkennen lassen, womit das Längswachstum des Scheitels aufhört. Die inneren Perigenblätter treten alternierend mit den ersteren hervor und dann werden unter jedem Kelchblatte gleichzeitig zwei weit auseinander liegende Höckerchen bemerkbar. Es erhebt sich nun die Frage, ob sie ursprünglich aus einem Blatte entstanden sind. Das weite Auseinanderliegen derselben und das Auftreten der Staubblätter des nächsten Kreises direkt zwischen jedem Paare sprechen jedoch stark dagegen. Mit dem Auftreten des ersten Staubblattkreises beginnt durch rasches peri-

pherisches Wachstum die Vertiefung des Fruchtknotens, während der zweite Staubblattkreis angelegt wird. Dieser besteht aus drei Staubblättern, wovon jedes als Höckerchen zwischen den zwei Staubblättern jedes Paares des ersten Kreises auftritt, so daß sie schließlich scheinbar zu demselben Kreise gehören. Manchmal kommt es vor, daß statt eines einzelnen Staubblattes dieses Kreises zwei auftreten, so daß auch die Zahl der Fruchtblätter wächst, die alternierend mit den Staubblättern als U-förmige Gebilde hervortreten. Die Fig. 36 zeigt drei Entwicklungsstadien der Blüte.

Zu erwähnen ist die Zahl der Fruchtblätter. Foskal, der auch die Pflanze entdeckt hat, setzt sie auf sechs, Schreber auf zehn, und mit ihm Willdenow und Person. Lechenault gibt neun an und Richard stellt nach seinen Beobachtungen die Zahl sechs auf. Bei drei Exemplaren, die ich untersucht habe, ist die Zahl der Staubblätter sowohl als der Fruchtblätter nicht konstant. Bei ein und derselben Pflanze haben wir bei manchen Blüten die Zahl neun, bei anderen zehn gefunden. Der Verfasser des „Prodromus Fl. N. Hollendiae" hat eine neue Spezies von 9—12 Staubblättern beschrieben. Nach diesen verschiedenen Beobachtungen müssen wir also annehmen, daß die Zahl bei den verschiedenen Spezies von 6, 9—12 variiert mit den dazwischen liegenden Übergängen.

Der ganze Blütenaufbau, nämlich das Vorhandensein von Nektarien sowohl an Kronen-, als auch an Staubblättern einerseits, die Extrorsität der Antheren und die papillöse Beschaffenheit nur der nach innen zu gekehrten Seite der Narben andererseits beweisen, daß sie für eine fremde Bestäubung eingerichtet ist.

Nach der Befruchtung fängt die Blüte an sich zu senken, was durch Krümmung des Blütenstieles geschieht wie bei Limnobium, bis sie schließlich den Boden erreicht hat und gleich nach der Samenreifung von innen aus abzufaulen beginnt. Nachdem endlich auch die Spatha abgefault ist und nur deren flügelartige Gebilde übrig geblieben sind, werden durch den Druck, welchen das starke Aufquellen des Schleimes verursacht, die Samen frei, bleiben am Schleim haften und gehen mit dem weiteren Aufquellen desselben auseinander, was für deren Verbreitung von großem Vorteil ist. Denselben Vorgang haben wir bei Limnobium beobachtet, nur daß bei letzterem die Fruchtwände nicht gleich nach der Samenreifung abfaulen, sondern die reifen Samen im Fruchtknoten überwintern.

Die Keimung von Ottelia weicht nicht von der von Blyxa ab (Fig. 39).

II.

In folgendem Abschnitt will ich mich mit der schon in der Einleitung erwähnten Frage der Heterophyllie von Limnobium und Stratiotes beschäftigen und zwar zunächst zur Beschreibung der von mir angestellten Versuche übergehen; den Schluß soll dann eine kurze Untersuchung bilden über die Ursache der Senkung von Stratiotes aloides im Winter. —

Versuch I. In feuchter, lockerer Erde mit Beimischung von Sägespänen wurde eine kräftige Pflanze eingesetzt, die nur im Besitze von Luftblättern war, da die Schwimmblätter schon abgefault waren. Die Pflanze wurde dann mit einer Glasglocke zugedeckt. Das jüngste Blatt saß auf einem ca. 7 cm langen Stiel und war auch auf der Unterseite mit zahlreichen Spaltöffnungen versehen. Nach Verlauf von 23 Tagen hatte die Pflanze zwei neue Blätter gebildet, das erste mit 0,04 m langem Stiel, das zweite mit einem solchen von 0,01 m. Die Färbung war an der Basis etwas rötlich. Auf der Unterseite besaßen beide Spaltöffnungen. Ferner hat die Pflanze zwei Ausläufer gebildet, wobei auffallend ist, daß, während die Pflanze in normalem Zustande mit der Bildung des ersten Ausläufers begnügt, sie in diesem Falle die Tendenz zeigt, alle Ausläufer zu entwickeln. Von diesen zwei Ausläufern bildete der erste zwei Pflanzen, deren erstere Blätter mit ca. 2—3 cm langem Stil besaß, das jüngste war an der Basis auf der Unterseite etwas schwammig. Die Zahl der Spaltöffnungen auf dieser Seite war sehr gering. Die Blätter der zweiten Pflanze von demselben Ausläufer zeigten eine schwammige Beschaffenheit und die Zahl der Spaltöffnungen war geringer[1]).

Versuch II. Eine zweite Pflanze, die ich auf dem Lande kultvierte, hatte nur Luftblätter mit einem 7—8 cm langen Stiel. Das Landleben wirkte zunächst auf die Größe des Stieles. Die Länge des Blattstieles der zwei ersten neuen Blätter betrug noch ca. 5 cm, sonst war die Beschaffenheit dieselbe wie bei normalen Luftblättern; die schwammige Struktur trat bei dem nächsten Blatt auf der Unterseite ein, obwohl Spaltöffnungen noch in großer Anzahl vorhanden waren.

Von dem ersten Ausläufer, den die Pflanze gebildet hat, entwickelten sich vier neue Generationen. Die erste ließ eine allmähliche Verkürzung des Blattstieles von 4½—1½ cm Länge bemerken, ferner eine rötliche Färbung, die für die Schwimmblätter charakteristische schwammige Struktur und eine Verminderung der Zahl der Spaltöffnungen auf der Unterseite. Aus dieser ersten Generation gingen

1) Die Pflanze ist dann zugrunde gegangen.

drei Ausläufer hervor. Erst die Blätter des dritten, ca. 11 cm langen Ausläufers zeigten ein vollständiges Fehlen der Stomata auf der Unterseite.

Die zweite Generation ist durch eine Pflanze von drei Blättern vertreten. Eine weitere Wirkung des der Pflanze nicht passenden Landlebens ist nur beim dritten Blatte zu beobachten, wo die Stiellänge auf kaum 13 mm herabgesunken ist und Spaltöffnungen kaum noch vorhanden sind.

Die dritte und vierte Generation wiesen keine weiteren neuen Erscheinungen auf.

Zu den beiden oben beschriebenen Versuchen ist zu bemerken, daß das Zurücktreten der Stomatabildung auf der Unterseite erst nach längerer Zeit einsetzt, während bei dem folgenden Versuche die Stomatabildung rasch aufhört.

Versuch III. Eine Pflanze, die nur Schwimmblätter besaß und im Begriff war, Luftblätter zu bilden, wurde auf dem Lande kultiviert. Die zwei neuen Blätter (Fig. 40 *I*) folgten anfangs der Tendenz, die die Pflanze ursprünglich hat, nämlich Luftblätter zu bilden. Durch die Veränderung des Mediums, die naturgemäß eine schlechte Ernährung im Gefolge hatte, ist die Tendenz zur Bildung von Luftblättern, nachdem sie eben erst in Erscheinung getreten war rasch zurückgegangen. Und zwar stellte das erste neugebildete Blatt den Übergang vom Schwimmblatt zum Luftblatt dar, indem die Unterseite spärliche Spaltöffnungen, aber doch noch eine schwammige Beschaffenheit aufwies. Das zweite Blatt besaß einen längeren Stiel, die Unterseite war mit zahlreichen Spaltöffnungen versehen und nicht mehr schwammig. Bei den kommenden Blättern hörte die Fähigkeit zur Stomatabildung auf der Unterseite auf und rasch trat wieder schwammige Beschaffenheit ein, so daß also alle nachkommenden Blätter die Struktur von Schwimmblättern hatten (Fig. 40*II*).

Ferner bildete die Pflanze drei Ausläufer, von diesen wieder der erste eine kräftige Pflanze mit drei Ausläufern, der zweite eine solche mit nur einem, während die Pflanze des dritten Ausläufers ohne jeglichen Ausläufer war. Bei allen diesen Pflanzen waren die Blätter schwammig und ohne Spaltöffnungen auf der Unterseite, d. h. sie besaßen, abgesehen von der Größe, — da sie alle kleiner waren — Eigenschaften eines echten Schwimmblattes.

Versuch IV. Auch eine Keimpflanze wurde als Landpflanze kultiviert Obwohl sie schon ein volles Jahr auf vegetativem Weg weiter wächst, ist sie nicht zur Bildung von anderen als den Primärschwimmblättern gekommen.

Versuch V. Einer unter normalen Verhältnissen lebenden Pflanze habe ich sämtliche Blätter und Ausläufer abgeschnitten, wodurch die Assimilation der Pflanze verhindert wurde. Sie war so beschaffen, daß sie alle Blattformen und Übergänge vom Schwimm- bis zum höchstentwickelten Luftblatt besaß. Auch dieser Versuch ließ mir dasselbe Resultat erzielen wie die vorigen. Nach drei Übergangsformen war das vierte Blatt der Pflanze ein echtes Schwimmblatt ohne Spaltöffnungen auf der Unterseite mit kurzem Stiel und schwammiger Beschaffenheit.

Versuch VI. Als Schwimmpflanze in Viktoria regia Bassin bei ca. 0,60 m Wassertiefe und 30—31° Temperatur hat Limnobium infolge der ungünstigen Bedingungen, wahrscheinlich wegen der hohen Temperatur, die Tendenz aller Achselknospen, auch die zu Infloreszenzen bestimmten als Ausläufergruppen zu entwickeln, was ich aus der Anordnung derselben nachweisen konnte. Die Pflanze hat durch Übergangsformen schließlich die kleinen, mit kurzem Stiel versehenen Primärblätter gebildet, wie dies bei der Landpflanze der Fall war.

Versuch VII. Gänzlich davon verschiedene Resultate lieferte mir eine Pflanze unter besseren Lebensbedingungen im Limnantemumbassin[1]). Wassertiefe 0,25 m und höchste Temperatur 26° C. Stamm und unterer Teil der Blätter waren untergetaucht und vom Wassergrund ca. 20 cm entfernt, während der andere Blatteil weit aus dem Wasser hervorragte. Die Pflanze hat nur große Luftblätter gebildet und die stark positiv geotropischen Wurzeln sind kräftig gewachsen und in den Boden eingedrungen. Sie hat sich vegetativ durch Ausläufer vermehrt, ist zu reicher Blütenentwicklung gelangt. Sie bildete im Herbst, am Schluß der Vegetation, Schwimmblätter.

Stratiotes aloides.

M. J. Constantin schreibt: „Avec Stratiotes aloides l'action du milieu aerien est évidente pour une même feuille qui etait au debut aquatique des que la pointe sort de l'eau les stomates aparaissent à l'extrémité".

Chatin findet keine Spaltöffnungen.

Rohrbach[2]) bemerkt dazu: „Ganz unbegreiflich aber ist mir die Angabe Chatin's, daß die Blätter unserer Pflanze ohne Stomata seien. . . Im unteren, stets untergetauchten Teil fehlen sie allerdings,

1) Im Viktoria-regia-Haus.

2) pag. 95.

im oberen aber, der immer frei aus dem Wasser hervorragt, sind sie beiderseits reichlich vorhanden".

Diese widersprechenden Angaben, sowie auch meine über Limnobium angestellten Versuche haben mir Veranlassung gegeben, die Abhängigkeit der Stomatabildung von dem Medium bei Stratiotes aloides etwas näher zu untersuchen.

Zunächst haben wir eine im hiesigen Botanischen Garten im Freien lebende Stratiotespflanze beobachtet. Sie war noch nicht ganz auf der Wasseroberfläche angelangt, sondern nur die Spitzen einiger Blätter, etwa ein Drittel, ragten aus dem Wasser frei in die Luft. Nach Constantin's Angaben müßten nur diese Blatteile Spaltöffnungen besitzen. Es zeigte sich aber, daß die Blätter nicht nur am oberen Teil, sondern bis an die Basis mit Stomata versehen waren. Bei einem bis zur Hälfte untergetauchten, ca. 0,18 m langen Blatte z. B. besaßen nur die drei *c. m.* an der Basis keine Spaltöffnungen, die sonstigen Blattteile waren beiderseits mit solchen versehen. Beim nächstjüngeren Blatt, wovon nur die Spitze aus dem Wasser ragte, war der größte Teil auf beiden Seiten mit Stomata versehen. Die übrigen jüngeren Blätter waren vollständig untergetaucht und trotzdem waren Spaltöffnungen reichlich bis zur Blattbasis vorhanden.

Versuch II. Im Viktoriahaus (Limnanthemumbassin) befestigten wir eine kräftige Pflanze am Wassergrund. Innerhalb 40 Tage hatte die Pflanze sehr große, lange Blätter gebildet, deren oberer Teil die Wasseroberfläche erreicht hatte und in die Luft emporragte. An den Blatteilen, die sich in der Luft befanden, waren absolut keine Spaltöffnungen zu sehen, wohl aber konnten wir einen Übergang zur Stomatabildung bei den unter Wasser befindlichen jungen Blättern beobachten, von denen das jüngste, also am tiefsten unter Wasser liegende, die größte Anzahl von Stomata aufwies.

Mit dieser Pflanze zugleich ließ ich in demselben Bassin eine junge, mit der Mutterpflanze in Verbindung stehende Ausläuferpflanze schwimmen, die sich nach 10 Tagen zufällig von der Mutterpflanze los löste. Infolgedessen ist schlechte Ernährung eingetreten, so daß sie bis heute, d. h. nach 45 Tagen, noch keine mit Stomata versehenen Blätter gebildet hat, obwohl sie an der Wasseroberfläche schwimmt.

Versuch III. Eine mit Stomata versehene, kräftige Pflanze wurde in einem Topf mit Sand und in das Viktoriabassin eingesetzt, so daß die Blätter aus dem Wasser ragten. Die Pflanze konnte die hohe Temperatur wahrscheinlich nicht ertragen und ging nach einem Monat

zugrunde; die neuen, inzwischen gebildeten Blätter aber, die auch in die Luft ragten, waren schmal und ohne Spaltöffnungen.

Daraus folgt, daß das Auftreten von Stomata nicht direkt abhängig von der Umgebung ist; das Medium hat keine direkte Wirkung auf die Pflanze. Die stomatalosen Blätter können wir als Primärblätter ansehen, die ein Gebilde schlechter Ernährung darstellen; die Bildung der höheren, mit Stomata versehenen Blätter kann unter ungünstigen Bedingungen unterbleiben. Ich beobachtete nie Spaltöffnungen auf den Primärblättern von jungen Ausläuferpflanzen, obwohl sie meist am Wasserspiegel schwimmen und mehrere Blätter aus dem Wasser ragen.

Ein Exemplar aus dem Weßlingersee (Herb. von Dr. v. Schönau) zeigte Blätter ohne Spaltöffnungen, obwohl die Pflanze mit Blüten versehen war und nach Dr. v. Schönau's Versicherung auf dem Wasserspiegel schwamm. Die Pflanze wurde im Juli eingebracht.

Das Fehlen von Spaltöffnungen habe ich auch bei einer aus dem Pilsensee gesammelten, mit Blüten versehenen Pflanze (Herbarmat.) beobachtet.

Diese Erscheinungen erklären uns die Angabe von Chatin, der keine Spaltöffnungen gefunden hat. —

Wie schon in der Einleitung erwähnt wurde, senkt sich die Stratiotespflanze im Herbst, überwintert am Wassergrund und steigt im Frühjahr wieder an die Wasseroberfläche auf. Dieser Erscheinung will ich im folgenden eine Erklärung geben. —

Schenk führt aus: „Nachdem die weibliche Pflanze verblüht, senkt sie sich, um ihre Früchte zu reifen, unter den Wasserspiegel; an einer anderen Stelle: „Zur Winterzeit senkt sie sich auf den Boden des Gewässers und entgeht so ihrer Vernichtung".

Daraus läßt sich schließen, daß die Ursachen der Senkung einerseits in der Befruchtung andererseits in der niederen Temperatur zu suchen ist. Meiner Ansicht nach ist die Senkung ganz unabhängig von der Kälte und Befruchtung.

Viele Wasserpflanzen und zwar hauptsächlich deren ausgewachsene Teile scheiden, wie bekannt, kohlensauren Kalk aus. Zu dieser Pflanze gehört auch Stratiotes aloides.

Die Kalkablagerung tritt bei Stratiotes im Herbst ein, gerade dann, wenn sich die Pflanze zu senken anfängt, wenn die Pflanze den Wassergrund erreicht hat, sind alle Pflanzenteile mit kohlensaurem Kalk bedeckt. Stehen nur diese beiden Erscheinungen — Kalkablagerung und

Senkung — in irgend einem Zusammenhang? Das sollen die in folgendem beschriebenen Versuche zeigen.

Vers. I. Von einem mit Kalk bedeckten Blatte habe ich vorsichtig mit Salzsäure den Kalk vollständig entfernt, so daß das Blatt nicht beschädigt wurde. Vor der Kalkentfernung senkte sich das Blatt, wenn ich es ins Wasser legte, ziemlich rasch zu Boden. Nach der Kalkentfernung war dies jedoch nicht mehr der Fall; es blieb auf der Wasseroberfläche.

Vers. II. Ein anderes Blatt befreite ich zur Hälfte von Kalk. Ins Wasser gebracht, richtete es den kalkfreien Teil nach oben, den anderen, mit Kalk bedeckten nach unten. Die beiden Fälle zeigen also, daß bei einzelnen Blättern die Stellung auf der Wasseroberfläche oder am Wassergrund hauptsächlich von Vorhanden- oder nicht Vorhandensein von Kalk abhängig ist.

Vers. III. Von einer auf dem Wassergrund sitzenden Pflanze wurden fast alle mit Kalk bedeckten Blatteile abgeschnitten; die Folge war, daß die Pflanze zur Wasseroberfläche aufstieg. Damit ist eine Nährstoffablagerung im Stamm, die die Senkung verursachen konnte, ausgeschlossen.

Von den angegebenen Versuchen läßt sich schließen, daß die Ursache der Senkung hauptsächlich in der Kalkablagerung liegt.

Beim Erwachen der Vegetation im Frühjahr beginnt die Pflanze neue Blätter zu treiben, die kalkfrei und leichter als Wasser sind, während die alten, mit Kalk versehenen Blätter schwerer sind. Wenn die Zahl der neuen Blätter so groß geworden ist, daß die Pflanze dasselbe Gewicht hat wie Wasser, beginnt sie mit jedem frisch treibenden Blatt leichter zu werden als das Wasser und infolgedessen allmählich an die Wasseroberfläche aufzusteigen, bis sie endlich dieselbe erreicht hat. Schneidet man diese neuen Blätter ab, so senkt sie sich wieder. Umgekehrt findet dieser Vorgang im Winter statt beim Beginn der Kalkablagerung.

Es ist merkwürdig, daß die Pflanze im Gewicht einen so kleinen Unterschied von Wasser aufweist, daß das Kalkgewicht ausschlaggebend ist, ob die Pflanze auf der Oberfläche schwimmt oder sich auf den Wassergrund senkt.

Meine über das Kalkgewicht angestellten Untersuchungen zeigten daß der Kalk häufig fast das doppelte Gewicht der festen Bestandteile des Blattes aufwies.

Ist nun diese Kalkablagerung von der Befruchtung oder niederen Temperatur abhängig? Auch diese Frage können wir nicht bejahen. Eine Kalkablagerung haben wir auch bei einer jungen Ausläuferpflanze

im Viktoriahaus, also in höherer Temperatur, beobachtet. Dies erweckt den Anschein, als ob hierbei die schlechte Ernährung, die in der höheren Temperatur ihre Ursache hat, eine große Rolle spielte.

Zusammenfassung.

Die Wurzelkappen gehören ursprünglich nicht zur Wurzel. Sie entstehen durch weitere Entwicklung der Wurzeltasche. Eine solche Wurzel ist als haubenlose zu betrachten. —

Limnobium Boscii ist nicht, wie vielfach angegeben wurde, diözisch, ähnlich wie Hydrocharis, sondern rein monözisch.

Die Krümmung des Stieles der weiblichen Blüte von Limnobium ist unabhängig von der Befruchtung. Sie beruht auf einem positiven Geotropismus derselben. Ebenso verhält sich der von Ottelia Blüte.

Die Heterophyllie bei Limnobium hat als Ursache keineswegs die direkte Anpassung an das Land- oder Wasserleben. Die Schwimmblätter sind Hemmungsbildungen, die bei schlechten Ernährungsbedingungen auftreten.

1. Als Landpflanze hat sie andauernd Schwimmblätter gebildet, indem sie nicht zum Blühen gekommen ist. Die Blätter sind klein geblieben und haben die Jugendform der ersten Keimblätter beibehalten. —

2. Als Schwimmpflanze im Viktoria-regia Bassin (höchste Temperatur 31°) hat sie wiederum Schwimmblätter gebildet. Die Blütenbildung ist unterblieben.

3. Eine mit Luftblätter versehene Pflanze bildet beim Eintritt der ersten Vegetation im Frühjahr zuerst Schwimmblätter, dann Luftblätter und im Herbst wieder „Schwimmblätter".

4. Durch Abschneiden der Blätter und Ausläufer ist die Luftblattbildung zurückgegangen und wieder die Schwimmblattbildung eingetreten. —

Die Angabe Constantin's über Stratiotes aloides, wonach der Einfluß des Mediums genügt, daß ein und dasselbe Blatt, das untergetaucht war, wenn es in Berührung mit der Luft kommt, Stomata auf den außerhalb des Wassers befindlichen Teilen entwickelt, ist nicht zutreffend. Die Spaltöffnungen sind nicht nur auf den in der Luft befindlichen Blatteilen vorhanden, sondern auch auf den untergetauchten. Die jüngsten der nachfolgenden Blätter sind, obwohl sie tief unter dem Wasserspiegel liegen, mit den meisten Spaltöffnungen ausgerüstet. Es ist vielmehr anzunehmen, daß die Stomatabildung auf günstigeren Ernährungsverhältnissen beruht.

Die Blütenbildung bei Stratiotes ist unabhängig von dem Vorhandensein der mit Stomata versehen Blätter.

Die Senkung von Stratiotes im Herbst beruht auf der Kalkablagerung und das Wiederaufsteigen im Frühjahr ist der Bildung von nicht inkrustierten Blätter, die das Übergewicht von kohlensaurem Kalk vermindern und schließlich aufheben, zuzuschreiben. —

Bevor ich diese Arbeit schließe, möchte ich meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. Karl von Goebel, unter dessen Leitung diese Arbeit ausgeführt wurde, für seine Anregung und Unterstützung meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Literaturverzeichnis.

Chatin, Anatomie comparée des Vegetaux. Paris 1857—1862.
Constantin, J., L'hérédité acquise.
Ders., Observations critiques sur l'épiderme des feuilles des végétaux aquatiques. Bull. soc. bot. Fr. 1885, Tome XXXII, pag. 83.
Clarke, The Journ. of die Linn. soc. 1873, Vol. XIV, pag. 8, t. 1.
Dammer, U., Beiträge zur Kenntnis der veg. Organe von Limnobium stol. Diss. Freiburg, 1888.
Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam., II. Teil, pag. 256.
Flora austral., Vol. VI, pag. 258.
Flora of Britisch India, pag. 660.
Flora of Ceylon, Part. IV.
Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen, II. Teil.
Ders., Experimentelle Morphologie der Pflanzen, 1908.
Janczewski, E., Annales des Sciences nat., V. ser. Bot., Tome XX, pag. 168.
Irmisch, Flora 1865, pag. 87 und 90.
Lorenz, H., Beiträge zur Kenntnis der Keimung der Winterknospen von Hydrocharis usw. Diss. Kiel, 1903.
Müller, J., Hanstein's Bot. Abh. zu Bonn, 1878, pag. 44.
Richard, Memoires Inst. Fr. 1811, pag. 77.
Rohrbach, Beiträge zur Kenntnis einiger Hydrocharideen. Abh. der Naturforsch. Gesellschaft zu Halle, Bd. XII.
Schenck, H., Vergleichende Anatomie der subm. Gewächse. Kassel 1886.
Strasburger, E., Lehrbuch der Botanik, 1911.
van Tieghem, Ph., Traite de Botanique, pag. 696.
Ders., Ann. sc. nat. Bot. 5, ser. XIII, 1870—71, pag. 172.
Wacker, Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. XXXII.

Figurenerklärung zu Tafel I—V.

Limnobium Boscii.

Fig. 1. Leitbündel im Querschnitt von dem Stiele eines Luftblattes.

Fig. 2. Leitbündel vom Schwimmblatte.

Fig. 3. Schematische Darstellung eines Querschnittes durch eine Ausläuferpflanze. *A*, A_1, $_1A$ Ausläufer; *a*, a^1, $_1a$, $_1a^1$ die seitlichen Achselknospen; *N*, N_1, *n*, n_1 Niederblätter; *B*—B_5 Laubblätter.

Fig. 4. Medianer Längsschnitt durch die Spitze einer Wurzelanlage. *E* Endodermis; *P* Plerom; *D* Dermatogen; *K* Kappenschicht.

Fig. 5. Anlage einer Wurzel. *E* Endodermis; *K* zwei Kappen.

Fig. 6. Teil eines Längsschnittes durch eine junge Wurzel.

Fig. 7. Querschnitt durch eine ältere Wurzel. *c* Diaphragmazelle von rötlicher Masse angefüllt.

Fig. 8. Der Zentralzylinder stärker vergrößert.

Fig. 9. *Z* Protoplasmatische stärkeführende Zellen der inneren Rinde bei Limnobium und Hydrocharis.

Fig. 10. *A*, *a* zwei Ausläufer der linken Achselknospe; *N* Narbe des abgeschnittenen ersten Ausläufers.

Fig. 11. *A* in normalem Zustand; *B* der bei Fig. 10; *A* Ausläufer; *W* die einzige Wurzel, die diesem entspricht.

Fig. 12. Limnobium mit zweierlei Blüten.

Fig. 13. ♂ und ♀ Pflanze.

Fig. 14. Querschnitt durch einen ♂ Blütenstand. II. Schematische Darstellung derselben. *Bm*, *1*, *2* . . . zeigen die Reihenfolge der einzelnen Blüten an.

Fig. 15. Querschnitt durch eine junge männliche Blüte. I. Diagramm.

Fig. 16. Pflanze mit ♀ Blüte am Grund des Gefäßes befestigt. Die unbefruchtete Blüte hat sich gekrümmt.

Fig. 17. Geotropismus des befruchteten Fruchtknotens.

Fig. 18. Limnobiumsamen.

Fig. 19. I. *a*, *b*, *c* Entwicklungsstadien der Auswüchse der Samenschale. II. Im Querschnitt.

Fig. 20. Entwicklung der Samenschale aus den zwei Integumenten. I. Jüngeres Stadium; *a* Mittellamelle; *d* gallertartige Schicht.

Fig. 21. Stellung des Keimlings auf der Wasseroberfläche. *W* Hauptwurzel; W_1 erste Adventivwurzel; *K* Kotyledon.

Blyxa.

Fig. 22. Floßzahn eines Blattes.

Fig. 23. Zellengruppe, die zur Aussteifung des Blattes dient. I. Im Längsschnitt. II. Im Querschnitt.

Fig. 24. I, II. Teile eines Querschnittes durch ein junges Blatt.

Fig. 25. Entwicklung eines Gefäßbündels.

Fig. 26. Medianer Längsschnitt durch eine junge Wurzel. *g* Axialer Gang; *E* Endodermis; *Pr* Plerom; *D* Dermatogen; *a* die Zelle, aus der der Zentralzylinder entsteht.

Fig. 27. Entwicklung des Zentralzylinders. *g* Axialer Gang.

Fig. 28. Links Blüte von Blyxa, rechts deren Diagramm.

Fig. 29. Anlage eines Auswuchses der Samenschale.

Fig. 30. Verschiedene Keimungsstadien.

Ottelia alismoides.

Fig. 31. Übergangsformen von dem band- zu dem herzförmigen Blatte.

Fig. 32, 33. Querschnitt durch den Vegetationskegel. Blattanordnung.

Fig. 34, 35. Zentralzylinder der Wurzel im Quer- und Längsschnitt. *l* Axiales Gefäß; *s* Siebröhre; *p* Siebplatte.

Fig. 36. Entwicklungsstadien der Blüte.

Fig. 37. Blütendiagramm.

Fig. 38. Querschnitt durch den Fruchtknoten.

Fig. 39. I, II. Keimung. B_1, B_2, erstes und zweites Keimblatt; *K* Kotyledon; *W* Hauptwurzel; W_1 erste Adventivwurzel.

Fig. 40. I. Luftblätter. II. Schwimmblätter von Limnobium.

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.

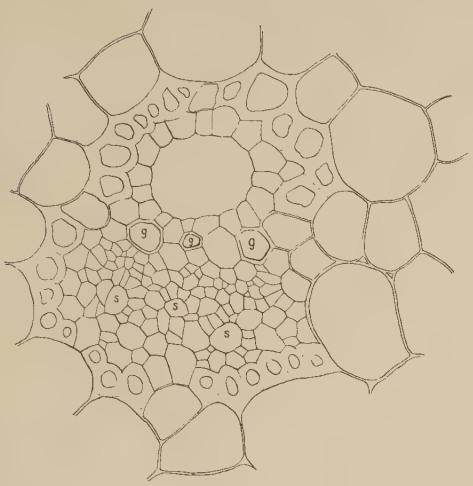


Fig. 1.

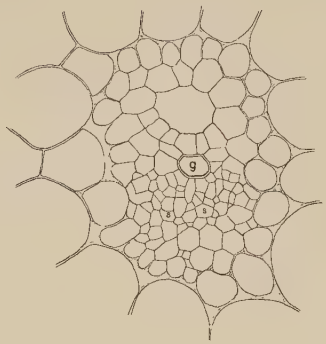


Fig. 2.

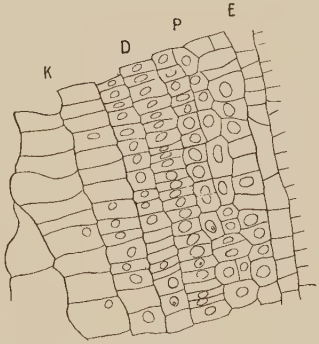


Fig. 6.

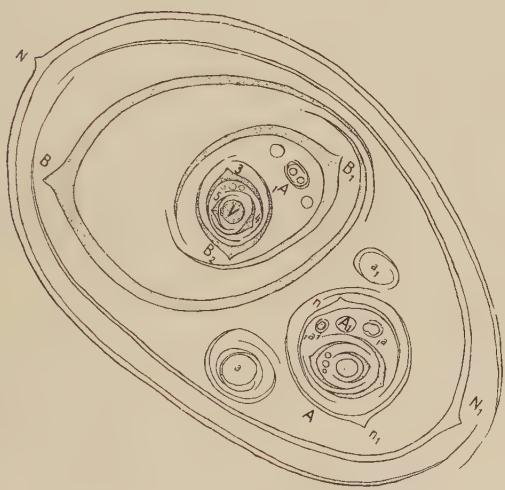


Fig. 3.

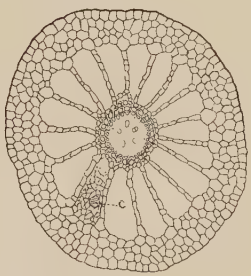


Fig. 7.

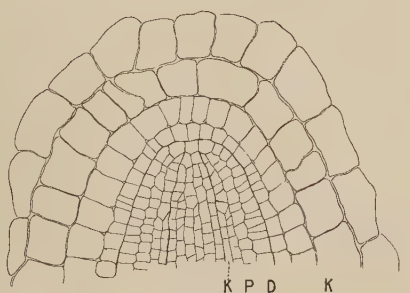


Fig. 4.

Fig. 5.

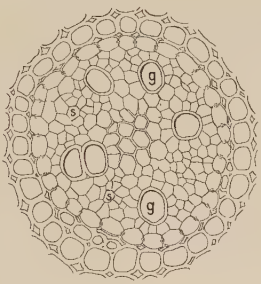


Fig. 8.

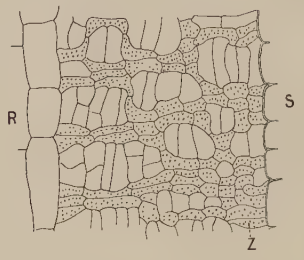


Fig. 9 a.

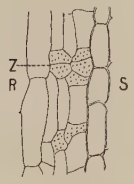


Fig. 9 b.

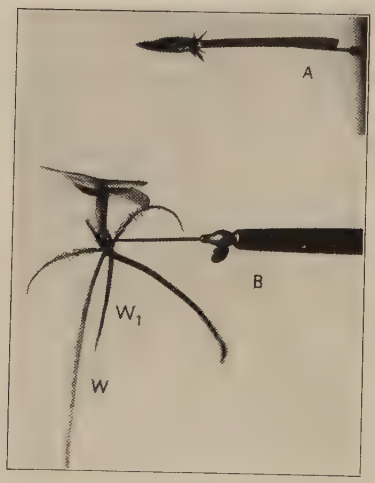


Fig. 11.

Fig. 10.

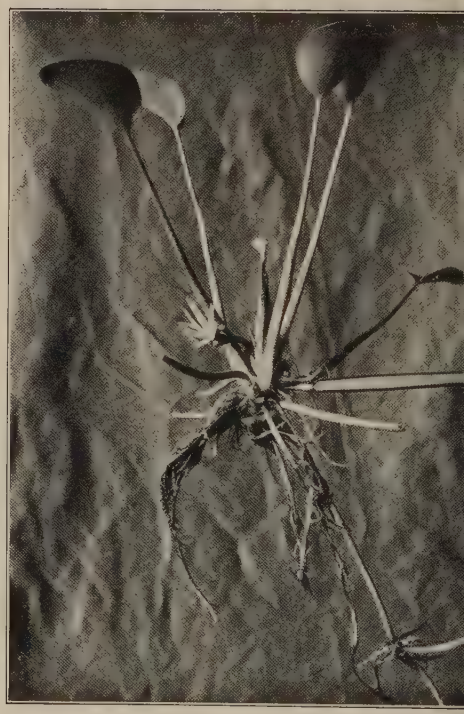


Fig. 12.

I

Fig. 14 a.

II

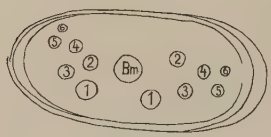


Fig. 14 b.

Fig. 13.

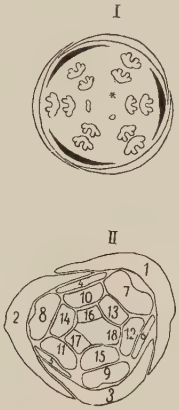


Fig. 15.

Fig. 16.

Fig. 17.

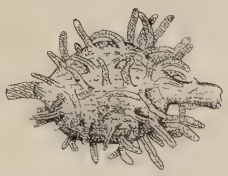
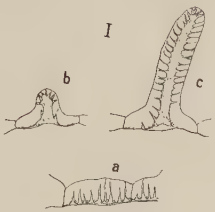


Fig. 18.



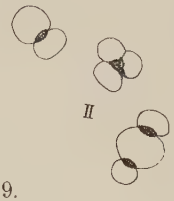
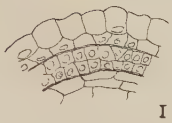


Fig. 19.



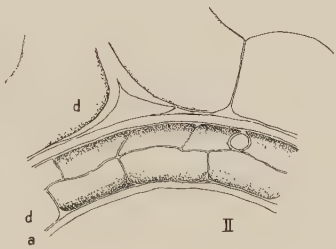


Fig. 20.

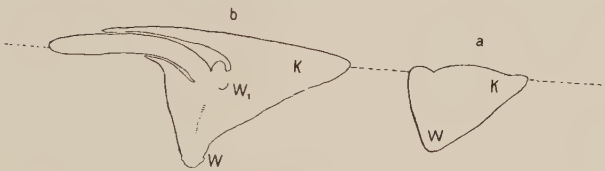


Fig. 21.

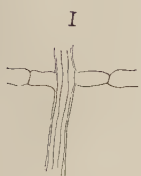
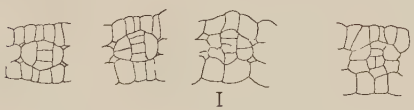


Fig. 23.



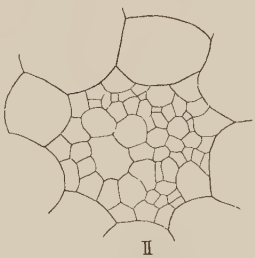
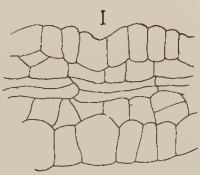


Fig. 25.

Fig. 22.



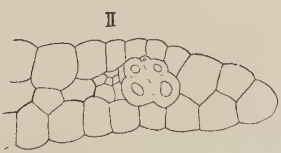


Fig. 24.

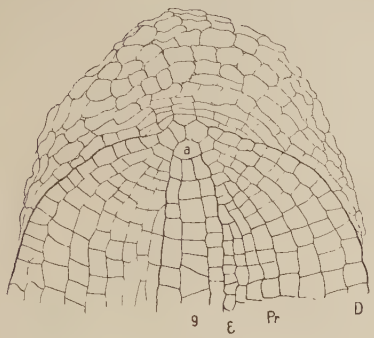


Fig. 26.

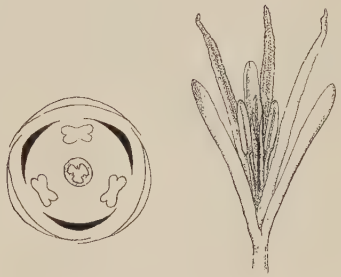


Fig. 28.

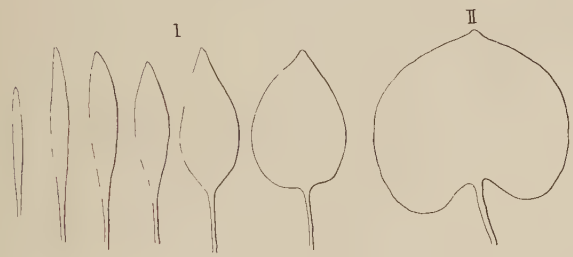


Fig. 31.

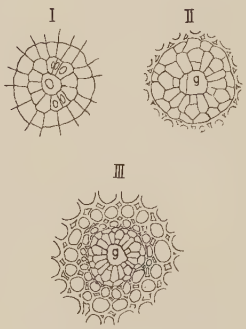


Fig. 27.

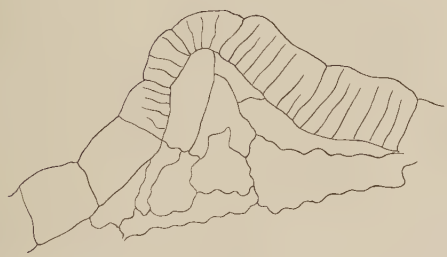


Fig. 29.

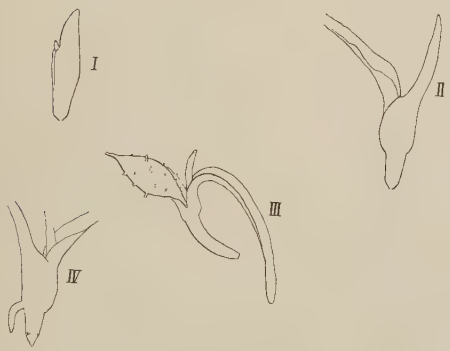


Fig. 30.

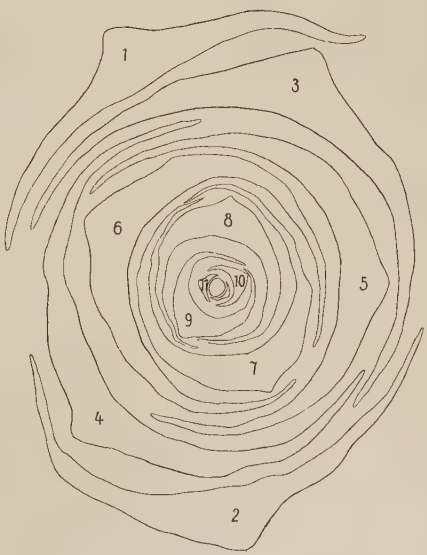


Fig. 32.

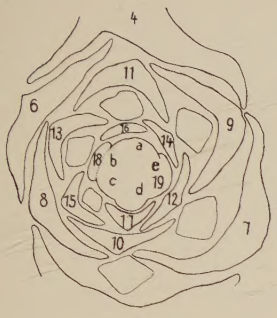


Fig. 33.

Fig. 38.

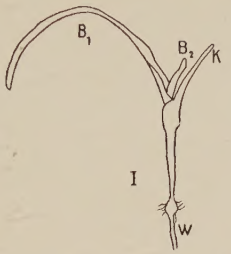
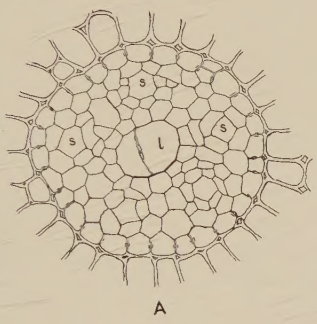


Fig. 39.



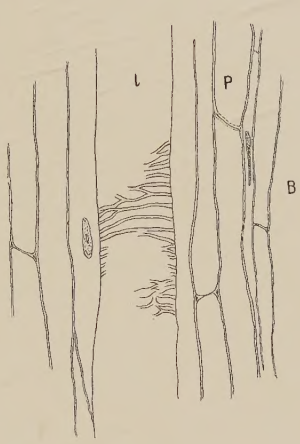


Fig. 35.

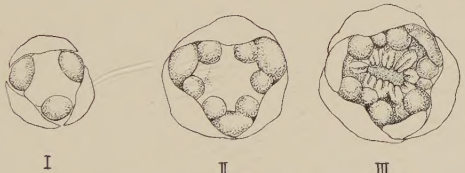


Fig. 36.

Fig. 37.

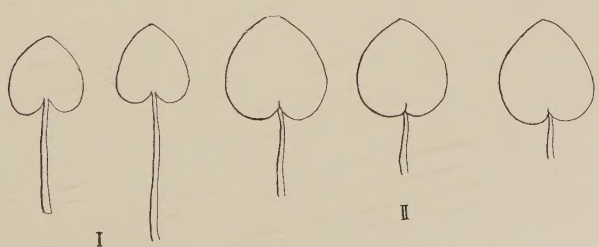


Fig. 40.

Lebenslauf.

Nikolaus Montesantos wurde geboren am 6. Februar 1882 zu Argostoli (Griechenl.) als Sohn des Gutsbesitzers Evangellos Montesantos. Nach Beendigung seiner Gymnasialstudien in Athen, Barbakeion Lykeion, bezog er die dortige Universität, wo er sich vier Semester lang, von 1900 bis 1903, dem Studium der Pharmazeutik widmete. Von 1904—1906 leistete er seiner Militärpflicht Genüge und oblag von 1907—1911 an der Universität München dem Studium der Naturwissenschaften mit besonderer Berücksichtigung der Botanik.